850

Nachlaß von Prof. N. Mal

ÖSTERREICHISCHE BOTANISCHE ZEITSCHRIFT

NACH DEM TODE VON R. WETTSTEIN HERAUSGEGEBEN VON

PROFESSOR DR. FRITZ KNOLL
DIREKTOR DES BOTANISCHEN INSTITUTES UND GARTENS
DER UNIVERSITÄT WIEN

UND

PROFESSOR DR. ERWIN JANCHEN
VIZEDIREKTOR DES BOTANISCHEN INSTITUTES UND GARTENS
DER UNIVERSITÄT WIEN

BAND LXXXVII, DRITTES HEFT
MIT 16 TEXTABBILDUNGEN
(ABGESCHLOSSEN AM 10. JUNI 1938)

WIEN
VERLAG VON JULIUS SPRINGER
1938

Österr. bot. Z.

Preis: RM 15.60

Die „Österreichische Botanische Zeitschrift“ erscheint in einem Gesamtumfang von jährlich etwa 20 Bogen, in 4 einzeln berechneten Heften.

Zuschriften, welche den Bezug der Zeitschrift oder sonstige Verlagsangelegenheiten betreffen, sind an den Verlag Julius Springer, Wien I, Schottengasse 4, zu richten; Manuskriptsendungen und erledigte Korrekturen an die Schriftleitung der Österreichischen Botanischen Zeitschrift, Wien III, Rennweg 14.

Die Verfasser erhalten 50 Sonderabdrucke ihrer Arbeit kostenfrei. Über die Freiexemplare hinaus bestellte Exemplare werden berechnet. Die Herren Mitarbeiter werden jedoch in ihrem eigenen Interesse ersucht, die Kosten vorher vom Verlag zu erfragen.

Verlag Julius Springer.

---

87. Band **Inhaltsverzeichnis** 3. Heft

Seite

Karl Berger, Zucker, Stärke und Verholzung in den Antheren einiger Angiospermen. (Mit 7 Textabbildungen) 161

Engelbert Bancher, Zellphysiologische Untersuchungen über den Abblühvorgang bei *Iris* und *Gladiolus*. (Mit 9 Textabbildungen) 221

Besprechungen 245
Degen A. v., Flora velebitica, III. Bd. — Kröger Th., Durch blumige Wiesen. — Kuhn K., Die Pflanzengesellschaften im Neckargebiet der Schwäbischen Alb. — Ochrona Przyrody. — Schwier H., Flora der Umgebung von Minden i. W. — Sterner R., Flora der Insel Öland.

Akademien, Botanische Gesellschaften, Vereine, Kongresse usw. 247
Botanikertagung in Hannover. — Deutsche Gesellschaft für Vererbungswissenschaft. — Siebenter Internationaler Genetiker-Kongreß.

Botanische Sammlungen, Museen, Institute usw. 247
Biologische Anstalt auf Helgoland.

Personalnachrichten 248

850.
351
Nachlaß von Prof. N. Malta

Zucker, Stärke und Verholzung in den Antheren einiger Angiospermen

Von

Karl Berger (Wien)

(Mit 7 Textabbildungen)

Inhaltsverzeichnis Seite

Einleitung ..... 161—163

I. Methodik (Das Pflanzenmaterial; die Untersuchungsmethode und die verwendeten Reaktionen) ..... 163—166

II. Anatomie und Öffnungsvorgang der Anthere ..... 167—177

1. Erläuterung einiger neuer pflanzenanatomischer Ausdrücke 167—168
2. Zusammenhang der Entstehung der Faserleisten mit den Zucker- und Stärkeumsätzen ..... 168—170
3. Die Verholzung der Faserleisten ..... 170—173
4. Der Öffnungsvorgang der Anthere ..... 173—177

III. Stärke und Zucker in den Antheren verschiedener Pflanzenarten ..... 177—211

1. Fremde Beobachtungen ..... 177—179
2. Eigene Beobachtungen ..... 179—211

(*Cactaceae* 179, *Magnoliaceae* 180, *Calycanthaceae* 181, *Ranunculaceae* 181, *Nymphaeaceae* 183, *Sarraceniaceae* 183, *Crassulaceae* 183, *Myrtaceae* 183, *Melastomataceae* 184, *Oenotheraceae* 184, *Tiliaceae* 185, *Tropaeolaceae* 187, *Rutaceae* 188, *Primulaceae* 188, *Ericaceae* 188, *Polemoniaceae* 190, *Solanaceae* 190, *Scrophulariaceae* 191, *Gesneriaceae* 192, *Bignoniaceae* 192, *Acanthaceae* 192, *Labiatae* 194, *Liliaceae* 195, *Amaryllidaceae* 201, *Iridaceae* 204, *Zingiberaceae* 205, *Araceae* 207)

IV. Auswertung der Untersuchungsergebnisse ..... 212—217

Kurze Zusammenfassung ..... 217—218

Schriftenverzeichnis ..... 218—220

Einleitung

Die meisten Organe der Blütenregion sind zur Assimilation nicht befähigt. Es müssen daher sämtliche Nährstoffe für diese aus den assimilierenden Pflanzenteilen herbeigeschafft werden. Nun bedarf aber die

Blütenregion sehr großer Nährstoffmengen, da hier Staubblätter mit dem reservestoffreichen Pollen, meist auch chlorophyllfreie Blütenhüllblätter ausgebildet werden und nach der Blütezeit die Fruchtbildung einsetzt, wobei oft sehr große Mengen von Reservestoffen in den Samen oder der Fruchtwand abgelagert werden. Diese Zufuhr von organischen Nährstoffen (besonders von Kohlehydraten) geht oft weit über den unmittelbaren Bedarf der Blütenteile hinaus und führt zu bemerkenswerten Anhäufungen, Umsetzungen und Ausscheidungen von Kohlehydraten. Im Laufe der Stammesgeschichte der Blütenpflanzen haben sich diese Vorgänge nach verschiedener Richtung entwickelt und haben vielfach für die Biologie der Blüten größere Bedeutung erlangt (Abscheidung von Nektar, Ausbildung von Futterkörpern usw.). Diese Einrichtungen sind vom wirtschaftlichen Standpunkte betrachtet ursprünglich eine Stoffvergeudung gewesen, erwiesen sich aber später als nützlich, indem sie die Bestäubung und damit die Fortpflanzung sicherten. Die Reservestoffe des Samens müssen bei autotrophen Gewächsen das Material für den Aufbau der keimenden Pflanze liefern, bis diese selbständig assimilieren kann; aber die bei vielen Pflanzen in der Fruchtwand auftretenden Reservestoffe sind für die Pflanze selbst zunächst verloren, da sie dem Organismus nicht mehr zugeführt werden können. Dieser Verlust wird aber zum größten Teil dadurch aufgewogen, daß diese Stoffe entweder einen Schutz für die Samen bilden (Zellulosespeicherung bei Steinfrüchten und Nüssen) oder im Dienste der Verbreiterungsförderung stehen, indem größere Tiere die zuckerhaltigen, saftigen Früchte verschleppen und fressen, wodurch die Samen oft auf weite Entfernungen vertragen werden.

So läßt sich schon an wenigen Beispielen zeigen, daß in der Natur mit wertvollen Nährstoffen vielfach eine gewisse „Verschwendung" getrieben wird, die sich allerdings in manchen Fällen für gewisse biologische Beziehungen als nützlich erweist. Diese Nützlichkeit ist aber immer erst eine Folge vorhandener Einrichtungen. Der Organismus ist an gewisse Entwicklungsrichtungen gebunden, die einerseits zu brauchbaren Neueinrichtungen führen, anderseits aber zu Erscheinungen führen, die durchaus nicht als „zweckmäßig" zu bezeichnen sind. Es können bestimmte Entwicklungsrichtungen von einem Organismus in seinen Nachkommen solange beibehalten werden, als sich für ihn nicht gerade Schädliches daraus ergibt. Es bleibt, wie sich KNOLL ausgedrückt hat (1926, S. 9), im Kampf uns Dasein nicht nur das „Passendste" erhalten, sondern auch alles „Passende", das ist eben alles, was nicht gerade schädlich ist.

Diese Betrachtungsweise liegt auch der vorliegenden Arbeit zugrunde, deren Hauptaufgabe es war, aus dem Gesamtproblem des Stoffwechsels in der Blütenregion das Auftreten und Verhalten von Zucker und Stärke in den Antheren zu verfolgen. Die Anregung zu diesen Untersuchungen hatten die Befunde KNOLLS an *Arum nigrum* (siehe S. 40) gegeben. Es

sollte die Menge und die räumliche Verteilung von Zucker und Stärke in den Antheren im Laufe der Blütenentwicklung bei einer größeren Anzahl von Angiospermen beobachtet werden, wobei die Vermutung nahe lag, daß zumindest innerhalb gewisser Verwandtschaftskreise ähnliches oder gleiches Verhalten vorliegen könnte. Weiters sollte festgestellt werden, ob ein engerer Zusammenhang zwischen dem Auftreten und Verschwinden der genannten Kohlehydrate und dem Öffnungsvorgang der Antheren besteht. Die Frage nach einem solchen Zusammenhang wurde schon von Woycicki (1924), Ziegenspeck (1928) und Heller (1935) aufgeworfen. Da der Stärkegehalt der Antheren auch mit der Ausbildung der Faserleisten in Zusammenhang gebracht wurde (Náběleк, 1906), ist auch der Zeitpunkt des Auftretens der Faserleisten beobachtet und die nur von wenigen Forschern erwähnte Verholzung derselben ebenfalls einer ausführlicheren Untersuchung unterzogen worden. Vergleichsweise wurden auch die Staminodien und Kronblätter einiger Arten auf ihren Kohlehydrathaushalt untersucht.

Eine ausführlichere Erwähnung der zu diesen Fragen bisher vorliegenden Beobachtungen wird erst im Zusammenhang mit der Besprechung der eigenen Untersuchungen vorgenommen werden.

Diese Arbeit wurde im Botanischen Institute der Universität Wien ausgeführt. Herrn Professor Dr. Fritz Knoll, unter dessen Leitung diese Arbeit entstanden ist, sei für die Anregung zu der Arbeit und für seine rege Anteilnahme herzlich gedankt. Auch Herrn Professor Dr. Hermann Cammerloher bin ich für vielfache Unterstützung zu großem Dank verpflichtet.

Wien, im März 1936.

I. Methodik

(Das Pflanzenmaterial; die Untersuchungsmethode und die verwendeten Reaktionen)

Es sei hier besonders betont, daß es das Bestreben der vorliegenden Untersuchung war, einen möglichst weiten Überblick über die vorhandene Mannigfaltigkeit zu gewinnen. Da in der Literatur nur wenige Hinweise auf die untersuchten Fragen vorlagen, mußte eine durch das vorhandene Pflanzenmaterial und verschiedene andere Gesichtspunkte bedingte Auswahl Platz greifen. Um Zuckergehalte nachzuweisen und um die räumliche Verteilung der Stärke möglichst genau festzustellen, war es von Vorteil, Pflanzen mit möglichst großen Antheren zu untersuchen; anderseits aber ließen Antheren von abgeleitetem Bau wie bei Araceen, Ericaceen usw. wertvolle Ergebnisse erwarten. Auch der Vergleich der Antheren mit staminodialen Gebilden mußte herangezogen werden, da man es hier mit Blütenteilen gleicher Herkunft zu tun hat. Auch die Kronblätter wurden bis zu einem gewissen Maß in

den Kreis der Untersuchungen einbezogen, da ja vielfach eine phylogenetische Verwandtschaft zwischen ihnen und dem Androeceum unzweifelhaft vorhanden ist. Anderseits bildet die Blütenregion als Ganzes eine so enge Einheit, daß in physiologischer Beziehung eine vergleichende Betrachtung benachbarter Organe vielfach unvermeidlich ist. Ebenso ist die Verholzung der Faserleisten bei dieser Arbeit nicht unberücksichtigt geblieben. Diese Frage berührt das allgemeinere Problem der Verholzung in der Blütenregion.

Das gesamte untersuchte Material stammt, sofern nicht eigens etwas anderes angegeben ist, aus dem Botanischen Garten der Wiener Universität (Freiland und Gewächshäuser). Wenn die Benennung der untersuchten Pflanzen zweifelhaft schien, wurde eine Nachbestimmung vorgenommen.

Die Blüten kamen stets sogleich nach dem Abschneiden zur Untersuchung[1], um eine Veratmung vorhandener Kohlehydrate, die das Untersuchungsergebnis gefälscht hätte, zu vermeiden. Nur ein Teil der Verholzungsreaktionen und einige Nachuntersuchungen über den Stärkegehalt sind an konserviertem Material gemacht worden. Zur Konservierung wurde 96%iger Alkohol verwendet. Die Beobachtungen wurden zum größten Teil an Querschnitten der Antheren, bzw. der Kronblätter durchgeführt. Die Schnitte habe ich ausschließlich aus freier Hand mit dem Rasiermesser hergestellt. Durch sorgfältiges Einbetten in Hollundermark wurden mechanische Deformationen und Zerreißungen (besonders bei den sehr empfindlichen reiferen großen Antheren) nach Möglichkeit vermieden. Öfters mußte auch die chemische Prüfung von Längsschnitten oder ganzen Objekten durchgeführt werden. Bei sehr kleinen Knospen wurde die Knospe als Ganzes geschnitten und es wurden sodann die jeweils nicht zu untersuchenden Teile wegpräpariert. Da es unmöglich ist, für die Blüten aller Pflanzen gleichbleibende Kennzeichen ihres Alters- bzw. Entwicklungszustandes zu finden, mußte ich mich darauf beschränken, jedesmal die Länge der untersuchten Knospe oder Anthere anzuführen, um wenigstens einen Anhaltspunkt für das Entwicklungsstadium der betreffenden Blüte zu geben und eine Nachuntersuchung zu ermöglichen. Selbstverständlich schwankt die Größe von Pflanzenorganen innerhalb weiter Grenzen und es sind daher für die vorliegende Untersuchung nicht so sehr die absoluten Größen, als das Verhältnis der Größenangaben zueinander in Betracht zu ziehen.

Die Durchführung der Reaktionen

Als Reagens auf Stärke wurde eine alkoholische Jodlösung verwendet. Die Herstellung erfolgte aus 70%igem Alkohol durch Zusatz konzentrierter Jodtinktur, bis die Flüssigkeit im Stiftfläschchen eine schön rotbraune Farbe zeigte. Diese Jodlösung wurde auf dem Objektträger dem Schnitt zugesetzt. Hierbei war zu beachten, daß die Schnitte eine der Zellgröße angemessene Dicke haben müssen, da sonst bei großzelligen Geweben (z. B. bei *Lilium*-Antheren) leicht ein Teil des Gewebes nur aus angeschnittenen Zellen ohne Inhalt besteht, die den Sachverhalt verfälschen. Bei lebendem Material war es oft von Vorteil, den Objektträger bis zum Sieden des Alkohols zu erwärmen, da dadurch ein rascheres Eindringen des Alkohols möglich wird

[1] Ausnahmen finden sich nur bei *Arum maculatum* und *Amorphophallus Rivieri*.

und die Stärkekörner an der Oberfläche ein wenig verkleistern, wodurch sie sich bei der darauffolgenden Abkühlung und nach nochmaligem Zusetzen der Jodlösung besonders rasch und oft schön leuchtend blau anfärben.

Mit den mikrochemischen Zuckernachweisen ist es derzeit und wahrscheinlich auch noch weiterhin sehr schlecht bestellt. Dieser Mangel war sehr fühlbar, da für diese Arbeit nur Untersuchungen an Schnitten oder einzelnen Antherenstücken und nur von lebendem Material in Betracht kamen. STRASBURGER-KOERNICKE (1923, S. 180) gibt an, daß man Zuckerreaktionen auch an Material machen kann, das in Alkohol oder Glyzerin aufbewahrt war. Dies ist aber, besonders wenn nur kleine Mengen von Zucker vorhanden sind, wegen des in diesen Konservierungsmitteln wohl stets vorhandenen Wassers, das den Zucker auflöst und zur Diffusion bringt, unbedingt zu vermeiden. Von den für histochemische Arbeiten geeigneten Methoden wurden die folgenden zwei ausgewählt: die eine ist die Probe mit FEHLINGscher Lösung, die andere die Phenylhydrazinprobe nach SENFT. Die erstere gestattet rascheres Arbeiten und ist auch für sehr kleine Substanzmengen empfindlich, gibt aber mit allen reduzierenden Substanzen Niederschläge und zeigt nur die reduzierenden Zuckerarten an. Die SENFTsche Probe gibt weit genauere Ergebnisse, indem sowohl Mono- als Disaccharide und nur diese die charakteristischen Osazonkriställchen geben, ist aber zeitraubend und spricht nur auf größere Zuckermengen an, was bei der histochemischen Untersuchung derartig kleiner Objekte von großem Nachteil ist. Die Schnitte dürfen daher in diesem Fall nicht unter eine gewisse Dicke herabgehen.

Ein Ausweg aus diesen Schwierigkeiten wurde dadurch gesucht, daß nach Möglichkeit beide Reaktionen nebeneinander durchgeführt wurden. Dies geschah bei allen Untersuchungen, denen keine besondere diesbezügliche Bemerkung beigesetzt ist. Andernfalls wird eigens angeführt, mit welchem Reagens auf Zucker geprüft wurde. Lieferten die beiden Reaktionen verschiedene Ergebnisse, so wurden diese von mir getrennt angeführt. Auf keinen Fall wollen aber die mit den angeführten Reaktionen gemachten Zuckerbestimmungen Anspruch auf absolute Zuverlässigkeit erheben.

Die FEHLINGsche Lösung wurde in zwei getrennten Stammlösungen (I. Natronlauge und Seignettsalz, II. Kupfersulfat) von der österreichischen Heilmittelstelle bezogen und diese erst unmittelbar vor dem Gebrauch miteinander gemischt. Die Schnitte wurden auf dem Objektträger in wenig Reagens eingelegt, mit einem Deckglas bedeckt und bis zum Sieden langsam durch die Flamme gezogen. Bei entsprechender Vorsicht war dann sogar zu erkennen, an welchem Teil des Objekts die Reaktion zuerst eintrat, wo also vermutlich der meiste oder der ganze Zucker sich befand. Der Niederschlag besteht meistens aus Massen kleiner, runder, rotbrauner Kügelchen, die sich in lebhafter Molekularbewegung befinden. Seltener sind die Körnchen etwas eckig.

Die Reaktion nach SENFT wurde folgendermaßen durchgeführt: von den beiden Stammlösungen (Natriumazetat in konz. Glyzerin 1 : 10 und Phenylhydrazin in konz. Glyzerin 1 : 10) wurden erst am Objektträger zwei ganz kleine Tropfen gemischt, meist zwei bis vier gleichartige Schnitte hineingelegt, mit einem kleinen, dem Reagenstropfen eben angemessenen Deckglas bedeckt und etwa eine Stunde lang am Wasserbad erhitzt. Gleich nach dem Erkalten oder erst nach einigen Tagen schieden sich Osazone in verschiedenen, doch meist sehr charakteristischen Formen ab. Bei großem Zuckerreichtum schieden sich zahllose kleine, kugelige Nadelaggregate ab, oft selbst wieder

zusammengesetzte, kugelähnliche Formen bildend. In etlichen Fällen traten viel längere Nadeln zu großen, schon makroskopisch sichtbaren, gefächerten oder sternförmigen Figuren zusammen, während unmittelbar daneben die kleinen Kugelaggregate auftraten. In manchen Fällen zeigten die auftretenden Drusen eine so glatte Oberfläche, daß die kristalline Struktur nur an der feinen Radialstreifung zu sehen war. Alle diese Niederschläge zeigen eine schöne, hellgelbe Färbung. Seltener traten dunkelbraungelbe, rundliche Körner auf, die keine kristalline Struktur erkennen ließen oder es traten größere lanzettliche, in Drusen zusammengestellte Kristalle auf. Letztere Form dürfte für das Auftreten von Maltose sprechen (STRASBURGER-KOERNIKE 1923, S. 180). Da aber eine genauere chemische Bestimmung der verschiedenen Osazone nicht vorgenommen werden konnte, unterblieb im III. Abschnitt eine nähere Beschreibung der Niederschlagsform. Welche Ursachen im übrigen diese verschiedenen Niederschlagsformen bedingen, die oft nebeneinander im Präparat auftreten, ist mir nicht bekannt. Die Verteilung des Zuckers im Gewebe läßt der Niederschlag nur ganz ungefähr erkennen. Ohne Erhitzen am Wasserbad erhielt ich nur bei besonders großem Zuckerreichtum einen Niederschlag und diesen erst nach vielen Tagen, ja Wochen, außerdem auch nicht gut lokalisiert, so daß ich dieses Verfahren nicht weiter verwendete.

Über Zuckerbestimmungsmethoden siehe auch im Literaturverzeichnis unter GEFFKEN (1934), KLEIN (1932), LEHMANN (1931), MOLISCH (1921), SENFT (1904), TUNMANN-ROSENTHALER (1931).

Für den Nachweis der Verholzung der Faserleisten der Endotheziumzellen mußten ebenfalls zwei Reaktionen herangezogen werden. Die eine ist die bekannte Reaktion mit Phloroglucin und Salzsäure, die andere die Reaktion nach MÄULE.

Die erstere wurde so ausgeführt, daß die Schnitte (von lebendem oder konserviertem Material) auf dem Objektträger etwa eine Minute in einem Tropfen einer kräftigen[1] alkoholischen Phloroglucinlösung verblieben und diesem dann sofort ein Tropfen konz. Salzsäure zugesetzt wurde, worauf das Ganze mit dem Deckglas bedeckt und der Eintritt der Reaktion sofort beobachtet wurde, da die Färbung nicht lange haltbar ist, sondern bald verblaßt.

Die Reaktion nach MÄULE wurde in der Weise durchgeführt, daß der Schnitt einige Minuten in 1%iger Kaliumpermanganatlösung verblieb, kurz abgespült und dann in verdünnte Salzsäure gebracht wurde, bis nach wenigen Minuten Entfärbung eintrat. Dann wurde der Schnitt wieder kurz abgespült und mit einem Tropfen Ammoniaklösung behandelt. Die verholzten Elemente färben sich dabei schön rotviolett.

Über die bemerkenswerten Unterschiede in den Ergebnissen der beiden Reaktionen wird im Abschnitt über die Verholzungen in den Antheren berichtet werden.

Zum Nachweis der Zellulose wurde die Blaufärbung durch Chlorzinkjodlösung verwendet. Diese Färbung tritt viel rascher ein und gibt ein reineres Blau, wenn die Schnitte vorher durch etwa eine halbe bis eine Minute mit Eau de Javelle behandelt werden. Längere Einwirkung zerstört aber vorhandenen Holzstoff.

---

[1] STRASBURGER-KOERNICKE (1923, S. 267) und KISSER (1926, S. 130) geben viel schwächere Lösungen an, die aber bei den vorliegenden zarten Objekten viel zu blasse Färbungen ergaben.

II. Anatomie und Öffnungsvorgang der Anthere

1. Erläuterungen einiger neuer pflanzenanatomischer Ausdrücke

Ausführliche Beschreibungen des Antherenbaues findet man in den meisten Lehr- und Handbüchern, z. B. in KERNER-HANSEN, Pflanzenleben, 3. Aufl., 1913, Bd. 2, S. 269, eine vorzügliche Abbildung in WETTSTEINS Handbuch der Systematischen Botanik, 4. Aufl., 1935, S. 549—553. Hier sollen nur die wichtigsten anatomischen Begriffe, sowie einige im folgendem oft gebrauchte Ausdrücke kurz erläutert werden.

Die Antheren der meisten Angiospermen bestehen aus zwei Antherenhälften (Theken), die durch das Konnektiv verbunden sind. Jede Antherenhälfte besitzt zwei Pollensäcke, die durch die „Scheidewand" getrennt sind. Die beim Öffnungsvorgang sich zurückkrümmenden Wandteile der Pollenfächer werden kurz als „Klappen" bezeichnet. Die Epidermis überzieht an der jungen Anthere die ganze Oberfläche mit nahezu gleich hohen Zellen. Vor Eintritt des Öffnungsvorganges wird bei den meisten Pflanzenarten zu beiden Seiten der Öffnungsstelle eine Gruppe von Epidermiszellen besonders hoch, wodurch sie an einem Querschnitt sofort auffallen. Ich werde sie „Klappenrandzellen" oder kurzweg „Randzellen" nennen, da ich in der Literatur hierfür nur den französischen Ausdruck „cellules stomiales" bei WOYCICKI (1924) vorfand. Zwischen diesen beiden Epidermisstreifen, die nach der Antherenöffnung die Ränder der Klappen bilden, befinden sich einige kleine Epidermiszellen, die bis zum Zurückrollen der Klappen dieselben verbinden und dadurch den Verschluß der Theka bilden. Ich werde sie „Verbindungszellen" nennen („crampon stomial" bei WOYCICKI) (vgl. auch S. 175). Die Verbindungszellen mit den unmittelbar daran anschließenden Zellen der Scheidewand seien als „Nahtgewebe" zusammengefaßt, da sie ein vom übrigen Antherengewebe durchaus abweichendes Verhalten in bezug auf den Stärke- und Zuckerhaushalt zeigen und die Trennung, bzw. Zerreißung der Zellen dieses Gewebes die Öffnung der Staubfächer ermöglicht. Die Erstreckung dieses Nahtgewebes ist in den Abb. 4*a*, 4*b*, 5 und 6*a* deutlich als stärkefreie Zone erkennbar. Die Begriffe „Dehiszenzzone" (MÜHLDORF, 1926, S. 69) und „Stomium" (GOEBEL, 1933, S. 1978) beziehen sich nur auf die Zellen der Epidermis und sind daher für meine Zwecke zu eng gefaßt. Das „Nahtgewebe" darf nicht mit dem gar nicht vorhandenen „Nahtparenchym" von SCHNEIDER (1908, S. 13) verwechselt werden, da letzterer Ausdruck nur auf eine unrichtige Beobachtung zurückzuführen ist, worauf schon WOYCICKI (1924, S. 197) hingewiesen hat. Zur Schaffung eines deutschen Ausdruckes für „parenchym reliant" (den Scheitel des Scheidewandgewebes) von WOYCICKI fand ich für meine Zwecke keine Veranlassung.

Unter der Epidermis liegt das „Endothecium", das beim Zustande-

kommen der Antherenöffnung die wichtigste Rolle spielt. Es besteht aus großen, kubischen oder länglichen Zellen mit dünner Wand und Verdickungsleisten (daher „Faserzellen"), die in ganz bestimmter Art angeordnet sind, worüber eine eigene umfangreiche Nomenklatur besteht (GUTTENBERG, 1926, S. 93—100). Solche Zellen durchziehen die ganzen Klappen in ein-, seltener mehrreihiger Schicht. Öfters erstrecken sie sich auch rund um die Pollenfächer oder sie erfüllen sogar fast das ganze Konnektiv, so daß manchmal das in der Mitte verlaufende Gefäßbündel nur von einem kleinen Mantel faserloser Zellen umgeben ist. Vielleicht dürfte man streng morphologisch nur diesen Gewebsteil Konnektiv nennen und müßte alle Faserzellen zur Pollensackwand rechnen. Da aber alle Ausbildungsformen des Endotheciums durch Übergänge verbunden sind und an jungen Antheren noch keine Faserleisten ausgebildet sind, so daß man es vom übrigen Gewebe gar nicht unterscheiden kann, werde ich aus praktischen Gründen das ganze Gewebe zwischen den vier Pollensäcken „Konnektiv" nennen. Auf das Endothecium folgen nach innen, gegen den Pollenraum zu, manchmal einige Reihen parenchymatischer Zellen, die zur Zeit des Öffnens zugrunde gehen. Die innerste Wandschicht gegen den Pollenraum bildet das Tapetum, das nur an jungen Antheren noch deutlich zu sehen ist. Es hat an der Ausbildung der Pollenkörner wesentlichen Anteil und liefert auch die Kittstoffe (vgl. an neueren Arbeiten TROLL, 1928, S. 286 und S. 322 und RICHTER, 1929, S. 179). Zur Zeit der Antherenöffnung sind nur mehr unscheinbare Reste dieser Zellschichte vorhanden.

2. Zusammenhang der Entstehung der Faserleisten mit den Zucker- und Stärkeumsätzen

Über den Zeitpunkt des Auftretens der Verdickungsleisten in den Endotheciumzellen im Zusammenhang mit den Kohlehydratumsätzen in diesen Zellen schreibt NÁBĚLEK (1906, S. 1), ohne nähere Angabe der Arten, auf die sich die Beschreibung bezieht: „Die zum Endothecium sich unwandelnden Zellen zeigen deutlichen protoplasmatischen Inhalt, Zellkern und meist sehr reichlich Stärkekörnchen. Erst wenn der Pollen schon beinahe reif ist, treten faserförmige Verdickungen auf, wobei die Stärke aufgebraucht wird." HELLER (1935, S. 82 bis 94) untersuchte die Staubbeutel einiger windblütiger Holzgewächse. Er fand im Endothecium und im Konnektiv reichlich Stärke angehäuft, die zur Zeit des Ausstäubens verschwindet. Die Verdickungsleisten werden aber drei bis fünf Tage vor dem Öffnen der Staubbeutel ausgebildet, bei *Populus canadensis* sogar schon früher. NÁBĚLEKS Ausdrucksweise läßt auf eine unmittelbare Verwendung der vorhandenen Stärke zur Faserleistenbildung schließen, ohne daß bestimmte Belege hierfür angegeben werden. Aber die Beobachtungen HELLERS lassen

diese Vermutung Náběleks bezweifeln und auch meine eigenen, gleich anzuführenden Beobachtungen decken sich nur zum Teil mit dieser Annahme.

Einige ausgewählte Beispiele sollen zeigen, welche Mannigfaltigkeit in der Beziehung von Auftreten der Faserleisten und Umsätzen von Stärke oder Zucker gefunden wurden.

Lilium Henryi Bak. Die Faserleisten bilden sich erst in älteren, 20—26 mm langen Antheren, und zwar nicht nur im einschichtigen Endothecium der Klappen, sondern auch, so wie bei allen Lilien, fast in allen das Gefäßbündel umgebenden Zellen des Konnektivgewebes. Die vor diesem Zeitpunkt reichlich vorhandene Stärke verschwindet um diese Zeit im Konnektiv fast völlig; in den Faserzellen der Klappen, besonders gegen die Öffnungsstelle zu, bleibt sie aber noch reichlich vorhanden. Gleichzeitig ist Zucker, der früher nicht vorhanden war, jetzt in Menge nachzuweisen. Das Nahtgewebe ist um diese Zeit noch völlig unversehrt. Bis zum Eintritt des Öffnens ist alle Stärke verschwunden, während der Zucker erhalten bleibt.

Lilium Thunbergianum R. et S. zeigt nur einen teilweisen Stärkeabbau zur Zeit der Faserleistenbildung. Auch hier nimmt die Stärke im Konnektiv am meisten ab. Zucker läßt sich aber nie nachweisen.

Bei *Lilium tigrinum* Ker-Gawl. sind auch nach dem Auftreten der Faserleisten sehr viel große Stärkekörner im Endothecium vorhanden. Gleichzeitig ist auch der Zuckergehalt groß. Erst in der offenen Anthere sind Stärke und Zucker verschwunden.

Schließlich zeigte *Lilium bulbiferum* L. den größten Stärkereichtum im Antherengewebe sogar erst nach Ausbildung der Verdickungsleisten.

Bei *Agapanthus umbellatus* L'Hér. scheint die Stärke ungefähr zur Zeit des Auftretens der Faserleisten abgebaut zu werden.

Bei *Hemerocallis fulva* L. verschwindet die reichlich vorhandene Stärke, bevor die Faserleisten auftreten.

Veltheimia capensis Red. führt vor und nach Ausbildung der Faserleisten weder Stärke noch Zucker.

Tropaeolum majus L. zeigt Zucker und Stärke in großer Menge auch nach der Ausbildung der Verdickungsleisten in den fast das ganze Antherengewebe erfüllenden Faserzellen.

Ähnliche Verhältnisse findet man bei *Arum nigrum* Schott und *Arum maculatum* L. Hier verschwindet die gesamte große Stärkemenge erst zur Zeit der Pollenentleerung, also erst lange nach Ausbildung der Faserleisten.

Das mir vorliegende Untersuchungsmaterial über eine Reihe von Angiospermen zeigte wohl bei einigen Arten ein ungefähres Zusammentreffen von Stärkeabbau und Faserleistenausbildung, doch ließ sich beim Großteil der untersuchten Pflanzen eine solche Beziehung nicht fest-

stellen. Bei Arten mit reichlicher Stärkespeicherung wäre es wohl möglich, daß nur ein kleiner Teil der vorhandenen Stärke für die Faserleistenbildung verbraucht wird und dieser Abbau durch die im Überschuß vorhandene Stärke verdeckt wird. Da aber auch diese, wenigstens in der Regel, zum großen Teil noch abgebaut wird und verschwindet, ohne daß eine bestimmte Verwendung derselben erkennbar wäre, ist es sehr wahrscheinlich, daß auch in den Fällen, in denen ungefähre Gleichzeitigkeit zwischen Stärkeabbau und Faserzellbildung wahrzunehmen ist, kein unmittelbarer Zusammenhang dieser beiden Vorgänge besteht. Es ist auch nicht zu erwarten, daß für die geringe Substanzmenge, die die Faserleistenbildung erfordert, so beträchtliche Kohlehydratmengen umgesetzt werden müssen. Noch unübersichtlicher gestaltet sich die Beantwortung der Frage bei den nur Zucker führenden Antheren, da man nicht sicher erkennen kann, welche Zellen die zuckerreichen sind bzw. in welchen Zellen die Zuckermenge nach der Faserleistenbildung gesunken ist. Schließlich gibt es auch Antheren, die weder Stärke noch nachweisbaren Zucker führen, in denen aber trotzdem die Faserleisten gebildet werden.

3. Die Verholzung der Faserleisten

Die chemische Beschaffenheit der Faserleisten ist für den Öffnungsvorgang nicht ohne Bedeutung, doch findet man bei den meisten Autoren, die sich mit dem Bau des Antherengewebes beschäftigen, keine näheren Angaben darüber.

PAX (1890, S. 253—254) gibt bei der Erklärung des Öffnungsvorganges der Staubbeutel an, daß dieser Vorgang auf die verschieden starke Verholzung der Faserleisten zurückzuführen sei. Die späteren Autoren machen eine so verallgemeinernde Angabe bezüglich der Verholzung nicht, so daß es wünschenswert erschien, auch diese Frage neuerlich zu untersuchen. STEINBRINCK (1895, S. 55) bemerkt, daß er „bei verschiedenen Fällen mit Anilinchlorid und Phloroglucin eine Gelb- bzw. Rotfärbung nicht erzielen konnte". SCHNEIDER (1908, S. 22, 23, 77) stellte aber bei *Tulipa Gesneriana* fest, daß „die Faserleisten und ihre Anastomosen und manche dünne Membranen der Faserzellen" Verholzungen zeigen. RICHTER (1929, S. 170) gibt an, daß man die Faserleisten der Antheren der Liliaceen nach Aufhellen mit Kalilauge und nachfolgender Behandlung mit Pholorglucin-Salzsäure „deutlich beobachten" kann. Dies bezieht sich auf je eine Art der Gattungen *Scilla*, *Allium*, *Fritillaria* und *Tulipa*. POHL (1932, S. 488) fand bei der Untersuchung der in mehrfacher Hinsicht vom üblichen Plan abweichend gebauten Antheren von *Deherainia smaragdina*, daß die Faserleisten aus Zellulose bestehen. HELLER (1933, S. 517) spricht davon, daß aus der Blütenregion der mitteleuropäischen Pflanzen, abgesehen von Gefäßverdickungen, wenige Verholzungen im Schrifttum bekannt sind, wobei die Faserleisten un-

erwähnt bleiben. In den neueren Lehr- und Handbüchern fand ich keine Beschreibung von Verholzungen in den Antheren und auch Leopoldine Müller (1934, S. 104), die eine Verholzung der Verdickungsleisten bei vier Arten der Gattung *Dendrobium* feststellte, spricht nur die Vermutung aus, daß eine solche Verholzung auch bei anderen Blütenpflanzen auftreten dürfte.

Bei der Frage nach der Verholzung einer Zellwand muß man beachten, daß es sich hierbei um eine in ihrem ganzen Umfang noch lange nicht geklärte chemische Veränderung der Membranen handelt. Es ist daher auch die theoretische Seite der zahlreichen Verholzungsnachweise noch nicht geklärt (Wisselingh, 1924, S. 90—134, Siersch, 1926, S. 188—198). G. Friesen (1935, S. 186) verwirft alle Methoden, die mit Säuren oder Chlorierung arbeiten, da auch Zucker mit Säuren Reaktionsprodukte liefert, die mit den Ligninen große Ähnlichkeit haben. Die von ihm eingeführte Quecksilbersulfidreaktion kann man wegen der dabei anzuwendenden derben Behandlung des Untersuchungsmaterials nicht für zartere Objekte gebrauchen. Ich verwendete die bekannte Phloroglucin-Salzsäurereaktion und die Kaliumpermanganatreaktion nach Mäule. Die von mir angewendete Ausführung derselben wurde im vorhergehenden Abschnitt genau angegeben. Es zeigte sich, daß die Natur der Verholzung der Faserleisten sehr verschiedener Art sein kann, denn bald lieferte nur die eine, bald nur die andere, seltener beide Reaktionen die entsprechende Rotfärbung der Faserzellen. Man ist aber vielleicht doch berechtigt, auch entgegen der Ansicht Friesens, die Verholzung als gegeben anzunehmen, wenn eine der von mir verwendeten Reaktionen ein positives Ergebnis liefert. Einige Beispiele mögen die geschilderten Beobachtungen belegen.

Die Reaktion nach Mäule zeigte starke Verholzung der Faserleisten bei allen acht untersuchten Lilienarten, und zwar bei: *Lilium candidum*, *L. bulbiferum*, *L. speciosum*, *L. Henryi*, *L. Thunbergianum*, *L. martagon*, *L. tenuifolium* und *L. regale*. Mit Phloroglucinsalzsäure zeigte sich die Rotfärbung nur bei den letzten drei Arten und auch da nur schwach. Verhältnismäßig stärker trat sie noch bei *Lilium regale* ein. *Veltheimia capensis* besaß Faserleisten, deren Verholzung nur durch Phloroglucinsalzsäure nachweisbar war. Die Antheren von *Nuphar luteum* liefern ein Beispiel für den Fall, daß beide Reaktionen die Verholzung anzeigen.

Keine Verholzung der Faserleisten konnte ich bisher feststellen bei *Cyclamen persicum*, *Tulipa suaveolens*, *Iris germanica*, *Crocus Tommasinianus*, *Cr. reticulatus*, *Cr. Balansae* und *Gladiolus palustris*. Dafür zeigten diese mit Chlorzinkjod deutliche Blaufärbung. Sie bestehen also aus Zellulose. Es muß hervorgehoben werden, daß diese Untersuchungen durchwegs an ganz reifen oder offenen Antheren durchgeführt wurden. Zur Kontrolle wurden auch einige Antheren mit deutlich ver-

holzten Faserleisten nach der auf S. 166 angegebenen Methode auf Zellulose geprüft. Die Faserleisten gaben aber in diesen Fällen keine Zellulosereaktion. Im folgenden sollen alle meine Beobachtungen der Verholzungsuntersuchung kurz dargestellt werden. (Reihenfolge der Gattungen wie im III. Teil.)

+ = pos. Ergebnis. — = neg. Ergebnis. (+) = schwach pos. Ergebnis.

	Phloroglucin-Salzsäure	Reaktion nach MÄULE	Chlorzinkjod
Ricinus communis L. (Exothecium!)	+	—	
Magnolia stellata MAXIM.	+	—	—
„ *Soulangeana* hort.	+	(+)	
Ranunculus illyricus L.	+	—	
„ *repens* L.	—	—	
Helleborus niger L.	+	—	—
Castalia alba (L.) WOOD	+	—	
Nuphar luteum (L.) SM.	+	—	—
Tropaeolum majus L.	+	—	
Dictamnus albus L.	+		
Rhododendron hirsutum L. } keine Faserzellen	—	—	+
„ *ponticum* L. } keine Faserzellen	—	—	+
Cyclamen persicum hort.	—	—	+
„ *neapolitanum* TEN.	+	+	—
Primula obconica HANCE	+	+	
Cobaea scandens CAV.	+	—	
Datura arborea L.	+	(+)	
Paulownia tomentosa BAILL.	—	+	
Campsis radicans SEEM.	+	—	—
Amphitecna macrophylla MIERS	—(+)	+	—
Sanchezia nobilis HOOK.	—	+	
Ruellia sp. L.	—	+	
Lilium tenuifolium FISCH.	(+)	+	
„ *martagon* L.	(+)	+	
„ *regale* WILS.	—	+	
„ *candidum* L.	—	+	
„ *Thunbergianum* R. et S.	—	+	
„ *Henryi* BAK.		+	
„ *speciosum* THUNBG.	—(+)	+	
„ *bulbiferum* L.	—	+	
Agapanthus umbellatus L'HÉR.	—	—	
Hemerocallis fulva L.	(−)	(+)	
Uvularia grandiflora SM.	—		
Gagea lutea (L.) KER	—		
Hosta coerulea TRATT.	—	—	
Tulipa suaveolens ROTH	(+)	—	+
Clivia miniata REGEL	—	—	
„ *Gardenii* HOOK.	—	—	
Alstroemeria caryophyllacea JACQ.	—	—	
Agave Victoriae reginae T. MOORE	+	—	

	Phloroglucin-Salzsäure	Reaktion nach Maeule	Chlorzinkjod
Iris Kaempferi Siebold	+	—	
„ *nepalensis* D. Don	+	—	
„ *germanica* L.	– –	—	+
Crocus reticulatus Stev.	–	—	+
„ *Tommasinianus* Herb.	—	—	+
„ *Balansae* J. Gay	—	—	+
Gladiolus hybridus hort.	–	—	+
Crocosmia aurea Planch.	(+)	—	+
Alpinia speciosa K. Schum.	(+)	+	
Arum maculatum L.	+	—	—
„ *nigrum* Schott	+		
„ *italicum* Mill.	+	—	
Zantedeschia albomaculata Baill.	+	—(+)	—

Aus dem ganzen Beobachtungsmaterial der Tabelle, sowie den auf S. 170 angeführten Stellen aus dem Schrifttum möchte ich schließen, daß Verholzungen in den meisten Faserzellen auftreten. Es ist dies auch schon deshalb wahrscheinlich, weil hier Zellen vorliegen, die ähnlich den Gefäßen, mit dem Wasserhaushalt in engem Zusammenhang stehen. Der Öffnungsvorgang beruht ja, abgesehen von allen feineren Einzelheiten und den verschiedenen Theorien über die Öffnungsmechanik, im wesentlichen doch auf dem Wasserverlust der Endotheciumzellen, wobei wahrscheinlich Entquellungserscheinungen der verholzten Leisten eine nicht unbedeutende Rolle spielen. Daß aber in einigen Fällen (*Iris germanica*, *Crocus reticulatus* u. a.) doch nur Zelluloseleisten vorhanden sind, ist sehr beachtenswert, weil sich zeigt, daß die Pflanze auch mit solchen Leisten gleiche Erfolge erzielen kann. Die Antheren von *Rhododendron*, die keine Faserleisten besitzen, zeigten auch keine Verholzung.

4. Der Öffnungsvorgang der Anthere

Die meisten Antheren der Angiospermen öffnen sich durch Zurückrollen oder Zurückschlagen der Klappen, wobei die beiden Pollenfächer einer Theka vereinigt werden. Gleichzeitig gehen meist kräftige Längs- und Querschrumpfungen des Antherenkörpers vor sich, so daß die ganze Oberfläche der Anthere mit einer dicken Schicht des Pollens bedeckt erscheint. Für die Erklärung dieses Öffnungsvorganges stehen sich zwei Ansichten gegenüber: Die eine erklärt den Vorgang durch hygroskopische Schrumpfungen, die andere sieht im Kohäsionszug des schwindenden Füllwassers der Endotheciumzellen die Hauptursache der Bewegungserscheinungen. Besonders um die Jahrhundertwende erfolgte eine ganze Reihe von Veröffentlichungen zu dieser Frage, die aber auch heute noch nicht als ganz geklärt gelten kann. Haberlandt (1924, S. 513) nimmt

einen vermittelnden Standpunkt ein, wobei aber dem Kohäsionszug die Hauptrolle zugeschrieben wird. Auch RICHTER (1929, S. 179) glaubt durch einige Versuche die Kohäsionstheorie stützen zu können, deren eifrigste Verfechter STEINBRINCK (1901, 1908, 1909) und HANNIG (1910) waren, während SCHIPS (1913) in einer ausführlichen Arbeit für den hygroskopischen Mechanismus eintrat.

Bis 1901 hatten die Autoren fast alle ihre Untersuchungen an schon aufgesprungenen Antheren gemacht, bis SCHRODT (1901) zum ersten Male darauf hinwies, daß das erstmalige Öffnen der Staubbeutel von den späteren Krümmungen der Antherenklappen zu trennen sei. Damit war die Frage der Entstehung des ersten Nahtrisses aufgeworfen worden, die wieder verschiedene Beantwortung fand. SCHRODT stellte die Theorie auf, daß durch das Sinken des Turgors in den lebenden Faserzellen eine Entspannung der dünneren Außenwände der Faserzellen und damit die Verkürzung der Antherenaußenwand herbeigeführt werde, während die späteren Bewegungen der Klappen durch Membrankontraktionen verursacht seien. STEINBRINCK (1901) wandte sich sofort gegen eine vom allgemeinen Öffnungsproblem abgetrennte Erklärung der erstmaligen Klappenöffnung, gab aber dann (1908) auch zu, daß das zu zerreißende Nahtgewebe einen Widerstand gegen das erstmalige Öffnen verursacht, so daß wohl die Berechtigung der Frage nach der Entstehung des Nahtrisses unbestritten erscheint. SCHNEIDER (1909) glaubte im „Druck der wachsenden Pollenmasse" die alleinige Ursache der Entstehung des Nahtrisses zu sehen. Diese Ansicht konnte von niemandem bestätigt werden. Erst WOYCICKI (1924, S. 196ff. und S. 253ff.) und ZIEGENSPECK (1928, S. 501—502) gaben Beschreibungen der Nahtrißbildung, denen ich in morphologischer Hinsicht durchaus beipflichten kann. Weitere Angaben zum Öffnungsproblem finden sich in den schon genannten Schriften.

Die Nahtrißbildung verläuft demnach vielfach so: An jungen Antheren zieht die Epidermis noch mit gleichmäßig hohen Zellen über die ganze Anthere. Faserleisten sind nach meinen Beobachtungen um diese Zeit meist noch nicht vorhanden. Später entstehen die Faserleisten und es beginnen zu beiden Seiten der Verbindungszellen die Klappenrandzellen an Höhe zuzunehmen, wodurch die Klappenenden einer Theke sich fest gegeneinander pressen (vgl. die Abb. 2*a* und 2*b* auf S. 193). Da sie infolge der Vergrößerung der Epidermiszellen das Bestreben zeigen, sich noch stärker einzukrümmen, wird auf die Verbindungszellen ein starker Zug ausgeübt. Nun wird die Zwischenzellsubstanz der Zellen am Ende der Scheidewand aufgelöst und die jetzt nur durch die Verbindungszellen verbundenen Klappen lösen sich von der Scheidewand ab, wodurch der auf die Verbindungszellen ausgeübte Zug eine leichte Entspannung erfährt. Da die Scheidewand meist gleichzeitig schrumpft, sind jetzt die Pollen-

fächer einer Theke zu einem Raum verschmolzen. Da die Randzellen weiter an Größe zunehmen, die Verbindungszellen aber keine Größenzunahme erfahren, wird der Zug auf die Verbindungszellen zu stark und die Klappen trennen sich. Die Klappenenden können sich jetzt, sofern die Pollenmasse kein Hindernis bildet, noch stärker einrollen. Die Antheren verbleiben oft längere Zeit in diesem eigentlich schon geöffneten Zustand, der aber äußerlich ganz den Eindruck macht, als ob die Antheren noch vollkommen geschlossen wären. Ich möchte besonders darauf hinweisen, daß sich diese Vorgänge vielfach schon in der Knospe abspielen. Sobald jetzt Wasserverlust im Gewebe eintritt, wirkt sich der Bau der Faserzellen dermaßen aus, daß es zu einem kräftigen Zurückkrümmen der Klappen kommt. Ob es sich dabei mehr um hygroskopische Schrumpfungen oder Kohäsionserscheinungen in den Faserzellen handelt, soll hier nicht weiter untersucht werden.

Über die Erklärung der einzelnen Vorgänge gehen die Ansichten noch stark auseinander. Woycicki führt die Vergrößerung der Randzellen hauptsächlich auf eine Zunahme des Turgors zurück, wofür einige Plasmolyseversuche vorgebracht werden. Die osmotisch wirksamen Substanzen sollen sowohl die Zucker als auch die Abbauprodukte der Stärke liefern sowie vielleicht noch andere nicht erfaßte Stoffe (siehe S. 178). Ziegenspeck führt die Ausbildung der Klappen ausschließlich auf Wachstumsvorgänge zurück, wobei die Stärkevorräte im Antherengewebe das Material hierzu liefern sollen. Auf Grund meiner Beobachtungen möchte ich der Turgeszenz keine maßgebende Rolle zuschreiben, sondern mich der Anschauung Ziegenspecks anschließen und den Wachstumsvorgängen die Hauptrolle zuschreiben. Daß hierbei vorhandene Reservestoffe verbraucht werden, mag wohl in vielen Fällen zutreffen, doch wird sich aus dem Beobachtungsmaterial des III. Abschnittes zeigen, daß dies durchaus nicht immer der Fall sein muß.

Die Trennung der Zellen im Nahtgewebe findet, wie schon Woycicki feststellte, durch Auflösung der „Zwischenzellsubstanz", besser vielleicht der „Mittellamelle" statt, worauf sich die Zellen mehr oder weniger abrunden und beim Öffnen oft vollständig aus dem Verband treten. Man findet daher auch selten Verbindungszellen am Klappenrand offener Antheren ansitzen, weshalb die Bezeichnung „Randzellen" für die vergrößerten Epidermiszellen gerechtfertigt erscheint. Ein Zerreißen des Nahtgewebes, wie es von Schneider (1909) angenommen wurde, konnte von niemandem beobachtet werden. Keine allgemeine Gültigkeit besitzt sicher auch die von Mühldorf (1926, S. 68) gegebene Beschreibung des Öffnungsvorganges, wo er sagt, daß „die Zusammenziehung der Faserzellschicht die zur Zerreißung des Trennungsgewebes notwendige Kraft erzeugt." Gewiß gilt dies nicht für Antheren nach dem Bauplan von *Lilium*, und solche sind doch sehr häufig anzutreffen.

Es gibt allerdings auch eine Reihe von Pflanzen, deren Antheren sich nicht in der zuvor beschriebenen Weise verhalten. Als Beispiel für den von mir oben beschriebenen Öffnungstypus seien genannt: *Sanchezia*, *Amphitecna*, *Lilium*, *Agapanthus*, *Agave*, *Clivia*, *Iris* und viele andere. Abweichend verhielten sich: *Magnolia*, *Helleborus*, *Ranunculus*, *Nigella*, *Castalia*, *Nuphar*, *Datura* u. a. Hier werden keine besonderen Randzellen ausgebildet, sondern die Epidermis zieht unverändert über die ganze Anthere. Sehr auffallend ist es, daß auch bei den poriciden Antheren von *Rhododendron* die Pollenfächer einer Antherenhälfte sehr frühzeitig verschmelzen (der Vorgang tritt aber hier ein, ohne durch irgendwelche mechanische Einrichtungen bedingt zu sein!), so daß die Antheren fast monothecisch erscheinen.

Eine neue Beobachtung an *Lilium candidum* bringt BECQUEREL (1932) vor. Er beobachtete im „Nahtgewebe" (nach meiner Benennung) das Auftreten von Spiralgefäßen, die die ganze Anthere der Länge nach durchziehen, mit den Gefäßen des Konnektivs nicht in Verbindung sind und nur wenige Tage erhalten bleiben. Sobald sie verschwinden, kommt es zur Ausscheidung einer „diastase lysigène", welche die Zellen des Nahtgewebes aus ihrem Verband löst, wodurch es zuerst zur Vereinigung der Pollenfächer einer Theka, dann zur vollständigen Trennung der Klappen kommt. Diese Vorgänge gehen schon im Knospenzustand der Blüte vor sich.

Diese Spiralgefäße des Nahtgewebes sind seither nicht mehr beschrieben worden und sie sind auch mir bisher entgangen. Im Gegensatz zu allen anderen Forschern weist BECQUEREL jeglichen mechanischen Vorgang zur Unterstützung der Nahtrißbildung zurück, was für viele Fälle sicher unberechtigt ist.

Auch die Frage, auf welche Weise dem Antherengewebe beim Öffnen das Wasser entzogen wird, wurde von verschiedenen Autoren gestellt. STEINBRINCK, SCHNEIDER u. a. dachten nur an Transpirationserscheinungen. BURK (1906) äußerte die Ansicht, daß zuckerhaltiges Gewebe aus der Umgebung der Antheren (wie Nektarien, Kronblätter u. a.) durch Ansichziehen des Wassers die Anthere zum Öffnen bringt. WOLFF (1924) überprüfte diese Ansicht und mußte sie als unbegründet ablehnen. Doch kam er zu dem Schluß, daß neben der hauptsächlich oder allein wirksamen Transpiration nachfolgende Erscheinungen möglich sind: 1. Diffusion des Wassers nach unten auf Grund nicht näher bekannter Ursachen; 2. ein durch Zucker oder ähnlich osmotisch wirkende Stoffe bedingtes osmotisches Gefälle. Vielleicht sind in diesem Zusammenhang auch die von mir beobachteten auffallenden Speicherungen von Zucker (z. B. bei *Sparmannia africana*) und Stärke (z. B. bei *Tropaeolum* und vielen Cactaceen) in den Filamenten von Bedeutung. Daß WOLFF bei verschiedenen Liliaceen und Cruciferen

geöffnete Antheren auch in geschlossenen Knospen fand, läßt sich vielleicht aus der eben geschilderten Entstehungsweise des Nahtrisses erklären, die völlig unabhängig von jeder Transpiration vor sich geht, so daß dann die geringste Feuchtigkeitsschwankung ein Öffnen veranlaßt.

III. Stärke und Zucker in den Antheren verschiedener Pflanzenarten

1. Fremde Beobachtungen

Strasburger-Körnicke (1923, S. 591) erwähnt bei der Besprechung der Inhaltsstoffe junger Antheren von *Lilium candidum*, *L. croceum* u. a.: „Die hypodermalen sowie alle anderen später mit Verdickungsleisten zu versehenden Zellen sind dicht mit Stärkekörnern angefüllt". Über Änderungen an diesem Zustand macht er keine Bemerkung.

Stäger (1902) zeigte in einer Arbeit, die allerdings in verschiedener Hinsicht heutigen Ansprüchen nicht genügt, daß die Antheren bei vielen Gräsern Zucker enthalten, bei vielen anderen Gräsern aber nicht.

Náběl ek (1906, S. 1) wurde schon auf S. 168 angeführt.

Knoll (1926, S. 404) beschreibt das Verhalten von *Arum nigrum* Schott, bei welchem in der Nacht, die den Übergang vom weiblichen Zustand des Blütenstandes zum männlichen Zustand bildet, die in der Epidermis und der Faserschicht der Antheren angehäufte Stärke vollständig verbrennt. Annähernd gleichzeitig damit wird auch die Stärke zunächst in den oberflächlichen Geweben der Hindernisorgane und der Keule, hernach auch in deren tiefer gelegenen Schichten, verbrannt.

Auch Rodio (1933) beschäftigt sich mit den physiologischen Problemen bei der Anthese von Araceen, wobei auch der Stärkeabbau in der Antherenwand von *Arum* erwähnt wird (a. a. O., S. 175)

Abbau von Stärke in der Blütenregion von Araceen (im Zusammenhang mit auffallenden Temperaturerhöhungen) wird auch schon bei älteren Autoren festgestellt und es muß diesbezüglich auf die Arbeit Leicks (1910) verwiesen werden, die eine ausführliche Bearbeitung der älteren Literatur gibt. Eine spezielle Beobachtung der Antheren wird aber nirgends angegeben.

Woycicki (1924, S. 256) beschreibt in seinen Untersuchungen über den Öffnungsvorgang der Antheren Stärke- und Zuckervorkommen bei *Amaryllis* und *Lilium*. Ich gebe im folgenden eine Übersetzung der betreffenden Stelle aus der französischen Originalarbeit.

„Bei noch ganz geschlossenen Antheren ist Stärke in ziemlich großer Menge in den zwischen Konnektiv und Pollensäcken gelegenen Zellen vorhanden. In der Hypodermis der Klappen nimmt die Stärke von der Mitte an (das ist ungefähr dort, wo die Krümmung der Klappen gegen die Scheidewand beginnt) merklich ab. Die Epidermis, einschließlich der

„Randzellen"[1], sowie der Raum um die Gefäßbündel ist völlig stärkefrei. Sobald die Klappen von der Scheidewand abgelöst sind, aber selbst noch zusammenhängen, findet sich Stärke in großer Menge nicht nur in dem ganzen Gewebestreifen unter den „Verbindungszellen"[1], sondern auch in den Scheiteln der Klappen, wo ihre Menge den Höchstwert erreicht. Außerdem finden sich kleine Mengen in den Zellen der Scheidewand und in den Epidermiszellen und selbst in den Randzellen, in letzteren aber nur in Form sehr kleiner Körnchen. Ein wenig später beginnt die Stärke zu verschwinden, und zwar zuerst in den Klappen in der Gegend der Öffnungsstelle. Schließlich findet sich keine Spur mehr davon. Die TROMMERSche Zuckerreaktion (nach SACHS) zeigt Zucker in allen Entwicklungsstadien der Anthere an. Mit Thymol und α-Naphtol (nach MOLISCH) ergab sich stärkste Reaktion bei *Amaryllis Belladonna*, als die Pollensäcke noch fest geschlossen waren. Bei *Clivia* und *Tulipa* fällt diese Reaktion etwas schwächer aus. Die letztgenannten Reagentien zeigen zur Zeit, da die Scheidewand losgelöst ist, Zucker nur in der Umgebung des Gefäßbündels an, während in dem Augenblick, da sich die Klappen gegen das Konnektiv krümmen, die ganze Oberfläche stärker gefärbt wird, aber nicht so stark wie im ersten Stadium."

Leider werden meistens keine Artnamen genannt, von *Amaryllis Belladonna* wird gesagt, daß es sich um eine Hybride handelt. Da sich bei diesen Untersuchungen oft nahe verwandte Formen verschieden verhalten, ist diese Unterlassung sehr bedauerlich.

ZIEGENSPECK (1928) untersuchte Antheren von *Iris pumila*, *Tulipa* (ohne Angabe der Art) und einigen anderen Pflanzen. Er fand reichlich Stärke in den Antheren, die zur Ausbildung des Endotheciums und der Epidermis verbraucht wird. Am längsten bleibt nach seinen Beobachtungen diese „Sparstärke" in den von mir als Nahtgewebe bezeichneten Zellen vorhanden, wird aber nach der Bildung des Nahtrisses verbraucht, um die „amyloiden" Zellwände in Zellulose umzuwandeln.

HELLER (1933) untersuchte die Staubbeutel einiger windblütiger Holzgewächse. Er fand im Herbst, bei manchen erst im Frühjahr, eine beträchtliche Stärkespeicherung in der Faserschicht nahe der Naht und im Konnektiv. Nach dem Ausstäuben des Pollens war nur mehr wenig Stärke nachzuweisen. Er stellt die Frage, ob auch in diesem Falle Wärme frei wird, und meint, daß diese Wärme sicherlich für das Öffnen der Staubbeutel von Bedeutung sein müßte. Da sich diese Arbeit nur mit Gattungen beschäftigt, die ich nicht untersuchte, ist sie zur Ergänzung meiner Ergebnisse sehr wertvoll (siehe IV. Teil).

NEGODI (1933) beschreibt den Bau der Antheren von *Urtica* und *Parietaria*. Hier finden sich in der Epidermis entlang der Nahtlinie

[1] Siehe S. 167.

längliche Zellen voll Stärke. Diese Stärke verbleibt in diesen Zellen auch nach dem Öffnen der Antheren. Der Forscher vermutet, daß diese Stärke eine mechanische Rolle spielt, indem die mit Stärke dicht gefüllten Zellen nicht die gleiche Zusammenziehung der Oberfläche erleiden können wie die übrigen Zellen der Antherenepidermis. Weiters könnte durch den Stoß der Stärkekörner bei der Springbewegung der Filamente das Öffnen begünstigt werden.

In einer andern Arbeit untersucht Negodi (1935) zahlreiche Ranunculaceen zur Lösung phylogenetischer Fragen. Diese Untersuchung erstreckt sich unter anderm auch auf den Stärkegehalt (aber nicht auf den Zuckergehalt) der Staubblätter und Kronblätter. Negodis Beobachtungen decken sich mit meinen, sofern sie gleiche Arten betreffen, vollkommen oder fast vollkommen. Bezüglich der zahlreichen Einzelbeobachtungen muß auf die Originalarbeit verwiesen werden. Zusammenfassend läßt sich nur sagen, daß Negodi bei verhältnismäßig wenig Arten Stärke in den Antheren antraf. Auch diese kleinen Mengen verschwanden bei der Anthese.

In gleicher Weise wie in der vorigen Arbeit beschäftigt sich Negodi (1936) mit 12 Arten aus der Familie der Papaveraceen. Auch hier fanden sich bei einigen Arten Stärke in den Staubblättern (besonders in den Filamenten), bei andern nicht. Wenn Stärke vorhanden ist, verschwindet sie zur Zeit des Verblühens oder sie bleibt erhalten (letzteres z. B. bei *Papaver somniferum*).

2. Eigene Beobachtungen

Die Aufzählung der Familien erfolgt nach Wettsteins Handbuch der Systematischen Botanik (4. Aufl., 1935).

Cactaceae

Das Gewebe der Sprosse der Vertreter dieser Familie weist in den meisten Fällen reichliche Stärkevorkommen auf, die sich auch sehr oft in die unteren Teile der Blütenregion, wie Achsenbecher und Fruchtknoten, erstrecken. Auch die Filamente sind sehr oft reich an Stärke, die aber kurz vor der Ansatzstelle der Anthere plötzlich aufhört. Ein Zuckergehalt der Filamente ist oft nachweisbar. Wegen der Kleinheit der Staubbeutel wurden nur ganze Staubgefäße und nicht Schnitte der Untersuchung unterworfen. Die verschiedenen Arten zeigten ein wenig einheitliches und nach keiner Richtung hin besonders ausgeprägtes Verhalten.

Es wird daher der Übersichtlichkeit halber bloß das Verhalten der geschlossenen, bzw. der offenen Antheren in Tabellenform dargestellt (siehe S. 180).

	Stärkegehalt		Zuckergehalt
	Anthere geschlossen	Anthere offen	Antheren geschlossen und offen
Opuntia monacantha HAW.	neg.	neg.	
Rhipsalis rhombea PFEIFF.	Spuren	neg.	
„ *Houlletiana* LEM.	wenig i. d. Epidermis	neg.	offen und verwelkt: reichlich
Hariota bambusoides DC.	wenig i. d. Epidermis	neg.	gering (FR)[1]
Zygocactus truncatus (HAW.) K. SCH.	neg.	neg.	neg.
Aporocactus flagelliformis (MILL.) LEM.	neg.	spärlich	gering (FR)
Harrisia Regelli (WEINGT.) BR. et R.		reichlich	
Cereus Paraguayensis (K. SCH.) BR. et R.		reichlich	
Chamaecereus Silvestrii (SPEG.) BR. et R.	neg.	neg.	
Rebutia minuscula K. SCH.	neg.	neg.	neg.
Malacocarpus Haselbergii (F. HAAGE) BR. et R.	sehr wenig	neg.	geschl.: mäßig verwelkt: neg.
Gymnocalycium Sigelianum (SCHICK) BR. et R.		reichlich	
Neomammillaria pusilla (DC.) BR. et R.	neg.	neg.	
N. centricirrha (LEM.) BR. et R.	neg.	neg.	geschl.: pos. (FR.), offen: neg.
N. Waldii (DIETR.) BR. et R.	neg.	neg.	positiv (FR)

Die Staubbeutel zeigten also in den meisten Fällen keinen oder nur geringen Gehalt an Stärke und Zucker im Gegensatz zu den im den meisten Teilen dieser Pflanzen auftretenden Stärkereichtum. Einige Arten führten aber doch reichlich Stärke oder etwas Zucker auch in der offenen Anthere.

Magnoliaceae

Magnolia stellata MAXIM.

Das Andröceum besteht aus zahlreichen, schraubig gestellten Staubblättern. Die Antheren einer Knospe, die kurz vor der Anthese stand, zeigten viel kleine Stärkekörner im Konnektiv der noch geschlossenen Antheren. Diese waren auch noch vorhanden, als die Blüte schon offen stand, die Staubbeutel selbst aber noch geschlossen waren. Erst nach deren

[1] Hier und später: FR = FEHLING-Reaktion; SR = SENFT-Reaktion.

Öffnen war die ganze Stärke verschwunden. Zucker war nur vor der Anthese nachweisbar, wobei sich die Osazone nur am Rand gegen den Pollenraum kildeten.

Die Perianthblätter waren zu allen Zeitpunkten stärkefrei, aber deutlich zuckerhältig.

Magnolia précia Corr. (= *M. Youlan* Desf.)

baute auch beim Öffnen der Antheren die nur im Konnektiv vorhanden gewesene Stärke ab. Zucker war nie nachweisbar.

Magnolia Soulangeana hort.

Die Untersuchung begann an Knospen, die Mitte März noch in der Winterruhe lagen. Der Pollen war noch nicht völlig entwickelt und die Faserleisten noch nicht ausgebildet. Im Konnektiv fanden sich kleine Stärkekörner in mäßiger Menge. Eine noch geschlossene Knospe, aber kurz vor Beginn der Anthese stehend zeigte das Konnektiv voll von Stärke. Die Klappen, deren Faserzellen schon ausgebildet waren, enthielten gleichviel oder etwas weniger davon. Etwas Stärke führten auch die über Rücken und Bauchseite des Konnektivs ziehenden Faserzellen. Nur die Epidermis blieb immer stärkefrei. Die offenen Antheren zeigten einen oft starken, aber nie vollständigen Abbau der Stärke. Zucker ließ sich nur einmal in einem ganz geschlossenen Staubbeutel nachweisen, wobei die Osazone fast nur an den Tapetenzellen auftraten.

Das Perianth war in der ganz geschlossenen Knospe voll Stärke, während der Anthese nahm diese deutlich ab und war in der offenen Blüte ganz verschwunden. Zucker trat nie deutlich auf.

Liriodendron tulipifera L.

In der offenen Anthere sind noch reichlich Stärke (im Konnektiv) und Zucker vorhanden. Beim Öffnen findet also höchstens ein geringfügiger Kohlehydratverbrauch statt.

Calycanthaceae

Chimonanthus praecox Link.

Dieser Strauch blüht im Freiland bereits im Februar. Die Staubgefäße wiesen nie deutlichen Stärkegehalt auf.

Die Blütenhüllblätter zeigen alle Übergänge von trockenhäutigen braunen Knospenschuppen zu blaßgelben Perianthblättern, deren innerste in Trübpurpur übergehen. Die äußeren Blätter enthielten weder Zucker noch Stärke, während die inneren, besonders zur Knospenzeit, oft reichlich Zucker und Stärke führten (FR).

Ranunculaceae

Über diese Familie liegt eine Arbeit von Negodi (1935) vor, die auch zahlreiche hierhergehörige Beobachtungen enthält (s. S. 179).

Ranunculus thora L.

führte im Staubbeutel bis zum Augenblick des Öffnens viel Stärke (aber nur im Konnektiv), die sofort nach dem Öffnen vollständig verschwand. Der Zuckergehalt dagegen war vor und nach diesem Zeitpunkt gleich deutlich und stark.

Ranunculus acer L., *R. lanuginosus* L., *R. bulbosus* L., *R. illyricus* L., *R. repens* L.

Die genannten Arten führten überhaupt nur Spuren oder gar keine Stärke im Konnektiv und den Klappen. Der Zuckergehalt war aber vor und nach dem Öffnen deutlich nachzuweisen, nur bei *R. repens* fielen die Reaktionen schwach bis negativ aus. Die Zuckeruntersuchungen dieser kleinen Antheren können wegen der zu geringen Substanzmengen keine sicheren Ergebnisse liefern, da die SENFTsche Reaktion meist nicht mehr anspricht.

Eine besondere Ausbildung weisen die Kronblätter vieler *Ranunculus*-Arten auf, indem sie unter der Epidermis eine, schon von MOEBIUS (1885) entdeckte, 1- bis 3reihige Schicht von Zellen ausbilden, die mit Stärke dicht vollgepfropft wird. Über die Funktion derselben wurden schon mehrfach Ansichten geäußert. MOEBIUS (1885), LUISE MUELLER (1893) sowie FRANZ und SIGMUND EXNER (1910) sehen in dieser Stärkeschicht einen Reflektor, der für die fettglänzende Oberfläche dieser Kronblätter verantwortlich zu machen sei. Die Ausdehnung dieser Stärkeschicht deckt sich auch genau mit dem glänzenden Teil des Blütenblattes. Ich beobachtete sie bei *R. acer*, *R. lanuginosus*, *R. bulbosus*, *R. illyricus*, *R. repens*, *R. thora* und *R. montanus*. HILLER (1884) und BUSSE (1914) haben die Ansicht ausgesprochen, daß diese Stärkespeicherung ein Hilfsmittel für den Blütenöffnungsvorgang sei. Diese Ansicht kann aber nicht mehr aufrecht erhalten werden, da sich zeigte, daß diese „Reflektorstärke" aus dem weitern Stoffwechsel ausgeschaltet ist, nicht mehr abgebaut wird und schließlich mit dem Blumenblatt abfällt. KÖSTLIN (1924) zeigte eindeutig, daß diese Stärkeanhäufung ein „zwangsläufig entstehendes Endprodukt besonderer Stoffwechselprozesse" ist. NEGODI (1935) hat an das Auftreten dieser Stärkeschicht phylogenetische Betrachtungen geknüpft.

Paeonia suffruticosa ANDR. (= *P. arborea* DONN)

Die Antheren führten nie Stärke, aber Zucker vor und nach dem Öffnen.

LUISE MUELLER (1893 S. 29) beschreibt einen äußerst wirtschaftlichen Rücktransport der in den Blumenblättern gespeicherten Kohlehydrate. Ich fand in den verwelkenden Blütenblättern zwar keine Stärke mehr, aber auch in abgefallenen noch einen sehr beträchtlichen Zuckergehalt.

Helleborus viridis L. und *H. niger* L.

zeigten im wesentlichen gleiches Verhalten der Kohlehydrate in der Anthere. Zuerst war nur in den Klappen Stärke anzutreffen, und zwar in den Zellen des späteren Endotheciums, dann auch im Konnektiv. Schon vor dem Öffnen der Antheren war die Stärke wieder verschwunden, Reste blieben manchmal um das Gefäßbündel zurück. Der Zucker trat erst nach dem Verschwinden der Stärke auf und er war in den geöffneten Antheren vielleicht noch reichlicher vorhanden als vorher (FR).

Bei *Anemone grandis* (Wender.) Kern., *Eranthis hiemalis* (L.) Salisb. und *Adonis vernalis* L. war nie Stärke in den Antheren zu finden.

Nymphaeaceae

Castalia alba (L.) Wood.

Geschlossene Antheren aus dem innersten Andröcealkreis einer eben geöffneten Blüte enthielten mäßige Stärkemengen im interzellularenreichen Konnektiv. Dieselbe Menge zeigte das verbreiterte Konnektiv eines stark petaloiden Staubblattes aus einem äußeren Staubblattkreis. Die Klappen selbst waren bei allen Antheren stets stärkefrei. Auch nach dem Öffnen änderte sich an diesen Verhältnissen nichts.

Die Kronblätter waren aber immer ganz stärkefrei.

Nuphar luteum (L.) Sm.

Die Konnektive der Antheren des innersten Andröcealkreises einer eben geöffneten Blüte führten deutlich Stärke. In der Epidermis und in den Zellen innerhalb des Endotheciums waren nur Spuren davon zu finden. In den offenen Antheren war Stärke nur spärlich vorhanden. Zucker war aber zu allen Zeitpunkten in ziemlicher Menge nachweisbar.

Sarraceniaceae

Sarracenia Mitchelliana Nicholson (Hybride)

führte in den Antheren gar keine Stärke. Zucker ist nicht sicher nachgewiesen, denn einem außerordentlich starken Niederschlag mit Fehling-scher Lösung steht ein völliges Ausbleiben der Osazonbildung gegenüber.

Crassulaceae

Bryophyllum tubiflorum Haw.

Die Staubbeutel aus kleineren und größeren Knospen waren stärkefrei. Die FR gab nur einen schwachen Niederschlag. Die SR gab erst nach Monaten Osazone.

Myrtaceae

Feijoa Sellowiana Berg (= *Orthostemon Sellowianus* Berg)

Die Blüten sind in blütenbiologischer Hinsicht bemerkenswert, indem die außerordentlich zuckerreichen Kronblätter die Bestäuber (es sind

Vögel aus der Familie der Formicariiden) anlocken, welche diese Gebilde abfressen und dabei die Bestäubung vollziehen (KNUTH 1898—1904, S. 90).

Das Andröceum besteht aus zahlreichen Staubgefäßen, deren dunkelrote Filamente einen wesentlichen Teil der Schaueinrichtung darstellen. Stärke war in den Staubgefäßen nie vorhanden. Zucker war in Staubgefäßen aus kleinen (einschließlich unterständigem Fruchtknoten) 15 mm langen Knospen wenig vorhanden, aber kurz vor der Anthese (Knospe 20 mm lang) war Zucker in Filament und Anthere schon deutlich angereichert. Auch beim Verwelken, als die Staubblätter bei leichtester Berührung abfielen, war der Zucker noch darin vorhanden.

Kelch und Krone waren in den Knospen und auch späterhin eigentlich nie stärkehaltig, nur das Kelchblatt einer offenen Blüte zeigte wenige kleine Stärkekörner im Plasmabelag der Parenchymzellen. Der Kelch enthielt außerdem nie viel Zucker. Die Kronblätter führten in den 15 mm langen Knospen nicht auffallend viel Zucker, aber schon in 20 mm langen Knospen und besonders während der Anthese war in den weichen, dicklichen und saftigen Kronblättern so viel Zucker, daß er auch für den menschlichen Geschmack unmittelbar wahrzunehmen war. Auch die Reaktionen gaben den stärkstmöglichen Niederschlag (Osazone bildeten sich auch in der Kälte rasch). Als die Kronblätter abfielen, waren sie ebenso wie die Filamente noch sehr zuckerreich, aber nicht so stark wie vorher.

Bei dieser Pflanze führte der Kohlehydratreichtum der Blüte zu einer blütenbiologischen Anpassung besonderer Art, die aber auch mit größeren Kohlehydratverlusten verbunden ist.

Metrosideros florida SM.

Die Blüten sehen der vorigen Art im wesentlichen ähnlich, nur sind die Kronblätter viel kleiner und die Filamente länger. Man findet (abgesehen vom Fehlen jeder Stärke) Zucker nur im Filament in großer Menge, in den Kronblättern ist er, zum Unterschied von der vorigen Gattung, kaum nachweisbar. Die Bestäuber müssen hier durch andere Mittel zum Besuche der Blüten veranlaßt werden als bei *Feijoa*.

Melastomataceae

Tibouchina semidecandra COGN.

besaß in Knospen und offenen Blüten stärkefreie Antheren.

Oenotheraceae

Fuchsia hybrida hort.

enthielt ebenfalls keine Stärke in den Antheren.

Tiliaceae

Sparmannia africana L.

Die Blüten besitzen vier weißliche, stark behaarte Kelchblätter, vier weiße Kronblätter, zahlreiche Staubblätter und Staminodien und einen eingriffeligen Fruchtknoten. An einer Reihe von Übergangsbildungen von Staubgefäßen zu Staminodien kann man verfolgen, wie der Staubbeutel immer kleiner wird, um zuletzt oft noch als zweilappiges steriles Köpfchen an der Spitze des Staminodiums zu sitzen. Vereinzelt treten auch Bildungen auf, die nur eine halbe fertile Anthere tragen, die zweite Hälfte ist zu einem sterilen weißlichen Läppchen umgebildet. Auch wird die Anthokyanfärbung der Filamente und Antheren in den Übergangsbildungen vom Grund gegen die Spitze zu immer stärker rückgebildet, während das Gelb des Staubfadengrundes in den typischen Staminodien fast bis zur Spitze reicht, die aber selbst stets anthokyanfarben bleibt.

Auffallend ist die starke Reizbarkeit von Staubgefäßen und Staminodien. Schon bei mäßiger Berührung erfolgt an ihrem Grunde eine Krümmung nach außen. Über das Zustandekommen dieser Reizbewegung liegen ausführliche Untersuchungen von Buenning (1930) vor. Die ökologische Bedeutung dieser Reizbewegung ist noch ganz ungeklärt (Goebel, 1924, S. 415). Marloth (1925, S. 170) meint wohl zu Unrecht, daß die Bewegung der Staubblätter den Insekten den Pollen „auflade". Auch über die Funktion der Staminodien ist nichts bekannt. Familler (1896), der von dem Grundsatz ausgeht, daß alle umgebildeten Organe bestimmten Zwecken dienen müssen, meint, daß an den „Ausstülpungen" der Staminodien Tröpfchen ausgeschieden werden, die den Insekten als Nahrung dienen. Die Prüfung nach Fehling ergab nach den Mitteilungen von Familler aber hier keinen Zuckergehalt. Diese Beobachtung einer Tröpfchenausscheidung beruht zweifellos auf einem Irrtum, denn ich konnte an den zahlreichen untersuchten Objekten nie Flüssigkeitsausscheidung feststellen. Außerdem wäre es sehr unwahrscheinlich, daß so zuckerreiche Organe eine zuckerfreie Flüssigkeit ausscheiden würden. Auch in Curtis's Botanical Magazin (Bd. IV, bei t. 516) werden die Staminodien irrtümlich als Nektarien bezeichnet. Auf jeden Fall habe ich noch Untersuchungen über die Möglichkeit einer Nektarabsonderung angestellt, worauf im folgenden noch zurückgekommen wird. Daß die Staminodien zur Vergrößerung der Schaueinrichtung beitragen, ist zweifellos richtig (Familler, 1896).

Die Stellung der Knospen ist nickend. Während des rasch vor sich gehenden Öffnens richtet sich die Blüte um 180° auf und breitet Kelch und Krone flach aus. Staminodien und Staubblätter stehen halbkugelig nach allen Seiten ab. Das Abblühen erfolgte im Gewächshaus in der Weise, daß sich Kelch und Krone, Staubgefäße und Staminodien aus der

abgespreizten Stellung wieder aufrichten, die Kronblätter bräunlich werden und die ganze Blüte an einem Trennungsgewebe, das schon im Knospenzustand der Blüte als feine Linie äußerlich angedeutet war, abgeworfen wird.

Die Untersuchung des Stärkegehaltes ergab in keiner Altersstufe eine Spur von Stärke, weder im Filament noch in der Anthere. Der Zuckergehalt der Staubgefäße war in jungen, 2 mm langen Knospen ganz gering (FR schwach positiv, SR negativ). In 5 mm langen Knospen war er aber sehr beträchtlich und fand sich in Filament und Anthere (SR fiel auch in der Kälte positiv aus). Späterhin wies die Anthere auch noch in geschlossenem Zustand keinen Zucker mehr auf, während das Filament, besonders gegen den Grund zu, immer zuckerreich blieb. Erst in verwelktem Zustand, als die Blüte schon abfiel, wurde der Zuckergehalt geringer, war aber auch dann noch deutlich nachweisbar.

Die Staminodien verhielten sich wie die Staubgefäße. Auch hier trat nie Stärke auf. Zucker war in den jüngsten Stadien nur ganz wenig anzutreffen. Bald aber wurde Zucker in ganz bedeutenden Mengen angetroffen und erst in den Staminodien der verwelkten Blüten nahm die Menge wieder merklich ab.

Es wurde untersucht, ob nicht doch Nektarausscheidung an diesen zuckerreichen Organen nachweisbar ist. Es wurde in der lebenden Blüte ein Tropfen destillierten Wassers zwischen die Staminodien gebracht, nach einiger Zeit wieder abgesaugt und auf Zucker geprüft. Es wurden abgeschnittene Staminodien in Wasser gewaschen (ohne die Schnittfläche selbst in den Tropfen zu bringen!) und dieses Wasser geprüft. Es zeigte sich nie Zuckergehalt. Schließlich wurde der von KNOLL auch für Nektarienuntersuchung angegebene DETMERsche Quecksilberdruckversuch angestellt. Ein größerer Zweig mit einem Blütenstand am Ende wurde abgeschnitten und in den einen Schenkel eines U-Rohres luftdicht eingelassen (Korkstöpsel mit Paraffinverguß). Das U-Rohr wurde mit Wasser gefüllt und dann in den andern Schenkel Quecksilber eingegossen. Dieses drückte durch sein Gewicht einen Wasserstrom in die Pflanze, der an dazu irgendwie geeigneten Stellen eine verstärkte Flüssigkeitsabgabe bewirken muß. Obwohl das Ganze in feuchter Kammer aufgestellt war, ließ sich keine Flüssigkeitsabgabe an den Staminodien feststellen. Daß sie also nicht als Nektarien dienen, scheint damit sichergestellt.

Kelch und Kronblätter verhalten sich gleich den Staubblättern. Stärke zeigt sich niemals. Zucker fand sich im Lauf der Entwicklung der Blüte bald in großer Menge, wobei die Kronblätter vielleicht noch mehr als die Kelchblätter speicherten. In den verwelkten Blüten war eine schwache Abnahme zu bemerken. Da von diesen Organen keine Nektarausscheidung beschrieben ist und ich eine solche an den übrigen Blütenteilen ebenfalls nicht feststellen konnte, scheint in den Blüten von *Sparmannia africana* überhaupt keine Nektarausscheidung zu erfolgen.

Tilia tomentosa Moench

In keinem Teil der Blüte war Stärke nachzuweisen. Die Staubgefäße ergaben in allen Altersstufen nur mit der FR einen Niederschlag; die SR blieb immer negativ. Zucker ist daher höchstens in geringer Menge vorhanden.

Die Kelchblätter, die auf ihrer Innenseite den Nektar abscheiden, führten in 3 mm langen Knospen nur sehr wenig Zucker, aber schon in größeren Knospen sehr große Mengen. Die Kronblätter wiesen ebenfalls einen deutlichen, wenn auch weniger starken Zuckergehalt auf. Die bei dieser Art regelmäßig vorhandenen fünf korollinischen Staminodien zeigten einen starken Zuckergehalt, besonders am Grund.

Tilia platyphyllos Scop.

Die Blüte war nie Stärke führend. Die Staubblätter enthielten im Filament sowie in offener und geschlossener Anthere (aus Knospen und offenen Blüten) deutlich nachweisbaren Zucker.

Auch Kelch- und Kronblätter waren sehr reich an Zucker. Vereinzelt vorkommende Übergangsbildungen von Staubblättern zu korollinischen Staminodien zeigten ebenfalls keine Stärke, sondern einen, besonders gegen den Grund zu, deutlichen Zuckergehalt, während der Antherenteil etwas weniger enthielt.

Tropaeolaceae

Tropaeolum majus L.

Hier scheint ein Stärkeauftreten von nur sehr kurzer Dauer vorzuliegen, denn nur in etwa 15 mm langen Knospen (ohne Sporn gemessen) war reichlich Stärke in Konnektiv und Klappen zu finden. Die Faserleisten sind um diese Zeit bereits ausgebildet und die Klappen nur mehr durch die Verbindungszellen verbunden. Jüngere und ältere Knospen zeigten keine Stärke. Der Zuckerreichtum der geschlossenen Antheren war sowohl zur Zeit des Stärkeauftretens als auch vorher sehr groß (FR und SR stark positiv). In der offenen Anthere waren aber reduzierende Zucker plötzlich verschwunden, denn die FR blieb jetzt negativ, während die SR weiterhin kräftigen Niederschlag zeigte. Das Filament der geschlossenen Anthere war stärkereich (fast bis zur Ansatzstelle des Staubbeutels); bei geöffneter Anthere war die Stärke des Filaments fast völlig verschwunden. Reduzierende Zucker waren hier stets nur wenig, nichtreduzierende Zucker aber sowohl im stärkeführenden als auch im stärkefreien Filament in großer Menge vorhanden (FR fast negativ, SR stark positiv).

Die Kronblätter enthielten (um den Eingang der Blüte) stets nur spärliche oder gar keine Stärke, aber stets sehr viel Zucker (FR und SR positiv).

Rutaceae

Dictamnus albus L.

Nur in 17 mm langer Knospe fand ich einmal ganz wenig Stärke um das Gefäßbündel, sonst konnte ich nie welche antreffen. Ständig aber zeigte sich ein kräftiger Zuckergehalt (FR).

Correa speciosa DONN ex ANDR.

In 11 mm langer Knospe traten kleine Stärkekörner in ziemlicher Menge auf (in Konnektiv und Faserzellen), aber in der noch geschlossenen Anthere einer offenen Blüte waren sie wieder verschwunden. Die FR gab mit der geschlossenen Anthere einen ziemlich starken Niederschlag, die SR blieb aber negativ. Mit der offenen Anthere reagierte auch die FR nur schwach.

Primulaceae

Cyclamen persicum MILL.

Antheren aus Knospen und offenen Blüten waren immer stärkefrei.

Ericaceae

Die Antheren der Ericaceen weisen eine Reihe von anatomischen Merkmalen auf, die sich als Reduktionserscheinungen auffassen lassen, worüber von ARTOPOEUS (1903) und NÁBĚLEK (1906) genauere Untersuchungen vorliegen.

Die Gattung *Rhododendron* besitzt poricide Antheren. Die Pollenfächer jeder Antherenhälfte verschmelzen schon in sehr jungen Stadien, so daß die Antheren bald nur mehr zwei Pollenfächer erkennen lassen. Ein solches Verschmelzen zeigt auch bei den Antheren vom gewöhnlichen Öffnungstypus (s. S. 22) den Beginn des Öffnungsvorganges an, nur folgt bei ihnen bald darauf das Trennen der beiden Klappen und dann das Zurückrollen derselben. Hier fehlen diese beiden letzten Vorgänge. Es fehlt jedes mechanische Gewebe (Faserzellen) und zu einem aktiven Pollen„darbieten" (RICHTER, 1928) kommt es nicht, sondern jede Theka öffnet sich durch einen Porus und der Thekeninhalt muß von den nektarsuchenden Insekten an der Porusstelle berührt werden und wird dann, da die Pollentetraden durch Viszinfäden verbunden sind, in mehr oder minder langen, perlenschnurartigen Gebilden herausgezogen. Diese Merkmale weisen auf einen sehr abgeleiteten Zustand hin. Zu diesem Schluß führte auch die Betrachtung des Kohlehydrathaushaltes, der ein ganz extremes Verhalten aufwies.

Das Folgende bezieht sich auf die Arten: *Rhododendron ponticum* L., *Rh. dahuricum* L., *Rh. chinense* SWEET, *Rh. punctatum* ANDR. und *Rh. molle* G. DON.

Schon in sehr jungen Antheren begann in der Wand eine Speicherung von Stärke, die das mehrere Zellreihen dicke Wandgewebe bald völlig

erfüllte. Nur die Epidermis und die Stelle des späteren Porus blieben immer stärkefrei. Diese beträchtliche Stärkemenge blieb auch erhalten, als die Antheren längst geöffnet waren und schließlich mit der Korolle abfielen.

Bemerkenswert war das Verhalten von *Rh. hirsutum* L. Das zuerst untersuchte Material stammte aus dem Alpinum des Botanischen Gartens in Wien und wies nur vereinzelte Stärkekörner in der Antherenwand auf. Blüten vom natürlichen Standort auf der Raxalpe (aus etwa 1700 m Seehöhe) zeigten aber genau dieselbe Stärkespeicherung wie die übrigen *Rhododendron*-Arten. Ich glaube dies vielleicht durch den Einfluß des wärmeren Talklimas erklären zu können, indem die Pflanzen in der ihnen nicht zukommenden geringeren Seehöhe, durch die hier entsprechend höhere Lufttemperatur, zu einer verstärkten Atmung gezwungen sind, die eine solche Reservestoffspeicherung nicht aufkommen läßt.

Der Zuckergehalt der *Rhododendron*-Antheren war höchstens schwach (FR schwach positiv, SR negativ) und, wenn überhaupt vorhanden, ebenfalls vor und nach dem Öffnen gleichbleibend. Das Filament bei *Rh. hirsutum* zeigte im Gegensatz zur Anthere einen großen Zuckergehalt, der nach dem Öffnen etwas abzunehmen schien. Die FR fiel immer positiv aus, die SR war vor dem Öffnen stark, nach dem Öffnen schwach positiv.

Eine Gartenhybride von *Rhododendron* mit großen rosa Blüten besaß 10 Staubgefäße, von denen, wie es bei Kulturformen dieser Gattung häufig ist, einige zum Teil in Kronblätter umgewandelt waren. Es saß dann oft am Rande eines kronblattartigen Gebildes eine halbe Anthere und diese führte in ihrer Wand die übliche Stärkemenge, während der kronblattartige Abschnitt aber nicht die geringste Stärkemenge aufwies, ein Verhalten, das auch dem der gewöhnlichen Kronblätter dieser Gartenform entsprach.

Rhodothamnus chamaecistus (L.) Reichb.

(aus dem Alpinum des Botanischen Gartens in Wien) ließ in den Antheren aus kleiner Knospe wenig Stärke im Konnektiv erkennen, die aber auch vor dem Öffnen der Anthere verschwand. Ob hier ähnliche Abweichungen vom Verhalten am natürlichen Standort wie bei *Rhododendron hirsutum*, mit dem *Rhodothamnus* den natürlichen Standort gemeinsam hat, vorlagen, konnte ich mangels Vergleichsmaterials nicht entscheiden. Das Filament enthielt in der Knospe mäßige Stärkemengen und sehr viel Zucker, bei offenen Antheren nur Stärkereste und weniger Zucker.

Die Kronblätter führten in Knospen und offenen Blüten viel Stärke und sehr reichlich Zucker.

Arbutus unedo L.

besitzt ebenfalls poricide Antheren: der Pollen ist aber locker und wird bei der Berührung herausgeschüttelt. Die Antheren zeigten ein der vorigen Art ähnliches Verhalten: in 5 mm langen Knospen war die Anthere (bis auf die Epidermis) stark stärkehaltig: in 10 mm langen Knospen war nur wenig Stärke und in der offenen Blüte (etwa 12 mm lang) gar nichts mehr davon vorhanden.

Polemoniaceae

Cobaea scandens CAV.

Die Staubbeutel enthielten in allen Alterszuständen keine Stärke. Zucker war nur während eines kurzen Zeitraumes vorhanden, und zwar in etwa 13 mm langen Staubbeuteln, die bereits alle Faserleisten ausgebildet hatten.

Solanaceae

Scopolia carniolica JACQ.

Die Beobachtung der Antheren lieferte nicht immer das gleiche Ergebnis. Manchmal war in der geschlossenen Anthere etwas Stärke um das Gefäßbündel, manchmal nicht. Zucker war jederzeit nur schwach vertreten (FR meist sehr schwach, SR ganz negativ).

Datura arborea L.

In einer Knospe von 25 mm Länge besaßen die Antheren (von 13 mm Länge) ziemlich reichlich Stärke. Besonders viel war in den subepidermalen Zellen (die Faserleisten waren noch nicht ausgebildet), weniger im breiten Konnektiv vorhanden. Die Epidermis und das Nahtgewebe waren stärkefrei. In 65 mm langen Knospen (Antheren 27 mm) war diese Stärke bis auf geringe Spuren verschwunden und noch vor dem Öffnen der Antheren gar nicht mehr nachzuweisen. Umgekehrt verlief der Zuckergehalt: zur Zeit der Stärkespeicherung war er höchstens gering (FR fast negativ, SR negativ). In den ganz stärkefreien Antheren (also kurz vor dem Öffnen) wurde die Zuckermenge bedeutender, denn beide Reaktionen gaben starke Niederschläge. Auch in der offenen Anthere blieb sie erhalten.

Nicotiana Sanderae hort.

Eben noch geschlossene Antheren aus Blüten in Anthese zeigten reichlich Stärke, aber nur in den Faserzellen der Klappen. Auch in der offenen Anthere war an derselben Stelle die Stärke, wenn auch in etwas geringerer Menge, anzutreffen. Zucker schien in beiden Zeitpunkten reichlich vorhanden (FR gab starke Niederschläge).

Scrophulariaceae

Paulownia tomentosa (Thunbg.) Baill.

Dieser in vieler Hinsicht bemerkenswerte Baum aus Japan legt seine in aufrechten Rispen stehenden Blütenknospen schon in dem ihrer Blütezeit vorhergehenden Jahr an und läßt sie ohne Knospenhülle überwintern. Die dickfilzige Behaarung der Kelchblätter bietet aber genügend Schutz vor den Unbilden des Winters auch in unseren Breiten. Die Untersuchung der Blüten begann erst am Beginn ihrer Vegetationsperiode (Mitte Mai). Jede Blüte besitzt vier zweimächtige Staubgefäße. Da das Konnektiv sehr kurz und die beiden Theken größtenteils voneinander frei sind, bezieht sich die Beschreibung nur auf eine Theka.

In 13 mm langen Knospen (dies ist ungefähr die Größe der überwinternden Knospen) zeigte sich Stärke in folgender auffallenden Verteilung (Abb. 1)[1]: um das Gefäßbündel der Theke und in den in die Pollenfächer vorspringenden Gewebsleisten. Von der ganzen Epidermis führen nur die Verbindungszellen und einige darauffolgende Randzellen (von der gleichen Größe wie die übrigen Epidermiszellen) reichlich Stärke. Die Zellen der Scheidewand, die an die Verbindungszellen grenzen, führen spärlicher Stärke, die Basis der Scheidewand wieder reichlich. Es liegt hier also der seltene Fall eines Stärke führenden Nahtgewebes vor (siehe S. 205). Etwas ältere Antheren (aus 18 mm langen Knospen) zeigten die Stärkemenge vermindert. Am meisten fand sich davon noch um das Gefäßbündel und im Nahtgewebe. In 20 mm langer Knospe waren die Verhältnisse ungeändert, aber zur Zeit des Öffnens fand sich nur mehr ein kleiner Stärkerest um das Gefäßbündel. Zucker war vor dem Öffnen der Anthere deutlich vorhanden, nach dem Öffnen war die FR positiv, die SR blieb aber negativ. Eine Ausbildung vergrößerter Randzellen findet nicht statt.

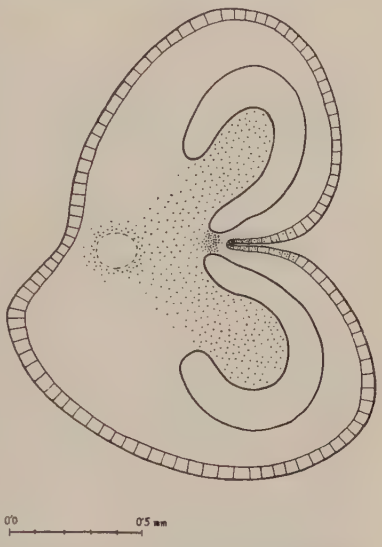


Abb. 1. Querschnitt einer Theka von *Paulownia tomentosa*

[1] Die Umrisse der Verteilungsbilder sind mit dem Zeichenapparat hergestellt. Die Punktierung und deren Dichtigkeit bringt das Vorhandensein von Stärke und deren Menge zum Ausdruck.

Gesneriaceae

Trichosporum sp.

Die Staubbeutel der vier zweimächtigen Staubblätter hängen paarweise miteinander zusammen. Die Theken sind nach abwärts gewendet. Kurz vor dem Öffnen enthielt das breite Konnektiv, bis auf einen schmalen, an den Pollenraum grenzenden Teil, sehr reichlich Stärke, die nach dem Öffnen fast völlig verschwunden war. Der Zucker, der zur Zeit der Stärkespeicherung nur in geringer, aber doch deutlich nachweisbarer Menge vorhanden war, zeigte sich nach dem Öffnen der Antheren und dem Abbau der Stärke in großer Menge im Konnektiv.

Die Klappen enthielten nie Kohlehydrate.

Bignoniaceae

Campsis radicans (L.) SEEM.

Das Andröceum besteht aus vier zweimächtigen Staubgefäßen. Diese führten im allgemeinen keine Stärke, nur einmal fand ich in einer eben noch geschlossenen Anthere vereinzelte Körner. Die FR reagierte mit allen Altersstufen sehr stark, die SR bildete aber erst mit Schnitten durch offene Antheren einen Osazonniederschlag. Der Zuckergehalt kann also erst in diesem Zeitpunkt für gesichert gelten.

Amphitecna macrophylla (SEEM.) MIERS.

Die stammbürtigen Blüten kommen während eines Großteils des Jahres hervor. Sie besitzen in der weißlichgelben Kronröhre vier Staubgefäße und ein Staminodium. Letzteres ist einem Filament sehr ähnlich, nur ist es etwas kleiner. An einem ringförmigen Nektarium um den Fruchtknoten wird reichlich Nektar abgeschieden. Die abgeschnittenen Blüten sind außerordentlich schlecht haltbar und werden schon nach einer halben bis einer Stunde ganz schlaff und schwarzfleckig.

In den Antheren aus Knospen verschiedener Größe war Stärke nur in geringen Mengen, und zwar vor allem im Konnektiv anzutreffen; in den offenen Antheren war sie bis auf Spuren verschwunden. Manchmal fand ich aber in allen Entwicklungsstufen gar keine Stärke. Zucker war in den Antheren zur Knospenzeit nur wenig, in den offenen Antheren aber sehr reichlich vorhanden.

Staminodien und Korolle waren ganz stärkefrei, ließen aber auch während der Anthese einen viel größeren Zuckergehalt als vorher erkennen.

Acanthaceae

Sanchezia nobilis HOOK.

zeigte in dem Kohlehydratvorkommen der Anthere ein sehr ausgeprägtes Verhalten. Die langröhrigen gelben Blüten besitzen zwei dithezische Staubgefäße und zwei Staminodien.

Schon sehr junge Antheren (aus Knospen von 6,5 mm Länge) führten Stärke in sehr bestimmter Verteilung, und zwar (Abb. 2*a*): am Übergang der breiten Theken gegen das im Querschnitt lange und schmale Konnektiv und in einem schmalen Streifen in der Mitte der Scheidewand bis in die Nähe des Nahtgewebes. Die Klappenrandzellen haben in diesem Alter, im Verhältnis zu den übrigen Epidermiszellen, noch kaum an Größe zugenommen. Schon in wenig älteren Entwicklungszuständen (Anthere 4 mm lang aus 7 mm langer Knospe) bis zu Knospen von 14 mm Länge fand ich Stärke nur im Konnektiv, aber nicht mehr in der Scheidewand. Bei ungefähr 16 mm langen Knospen begann die Stärke auch in den Klappen sehr reichlich gespeichert zu werden, wurde aber hier ausschließlich in der Epidermis abgelagert. Von dieser blieben nur die jetzt stark vergrößerten Randzellen und die Verbindungszellen stärkefrei. In den Faserzellen trat nie Stärke auf. Zur Zeit des größten Stärkereichtums zeigte sich die Stärke somit in folgender Verteilung (Abb 2*b*): Das Konnektiv enthält in seinem Parenchym und in der Epidermis reichlich Stärke, in den Theken ist aber nur die Epidermis (mit Ausnahme der Rand- und Verbindungszellen!) damit völlig vollgepfropft. Sogar die ein- und mehrzelligen Haare der Klappen sind oft mit Stärke angefüllt. Dieser Zustand blieb jetzt durch einige Zeit erhalten, während der die ganze Blütenknospe kräftig in die Länge wuchs (sie ist zuletzt etwa 50 mm lang). Die Staubbeutel erfuhren in dieser Zeit nur eine geringe Größenzunahme. Die Stärke in der besprochenen Verteilung war auch noch in der schon geöffneten Anthere anzutreffen (Abb. 2*c*). Erst in halbverwelkten Blüten nahm die Stärkemenge des Konnektivs ab, die der Klappenepidermis aber nicht. Zucker war in den jüngsten Antheren kaum vorhanden (FR schwach positiv, SR negativ), war aber zur Zeit der Stärkeanhäufung in sehr großen Mengen anzutreffen (FR und SR stark positiv).

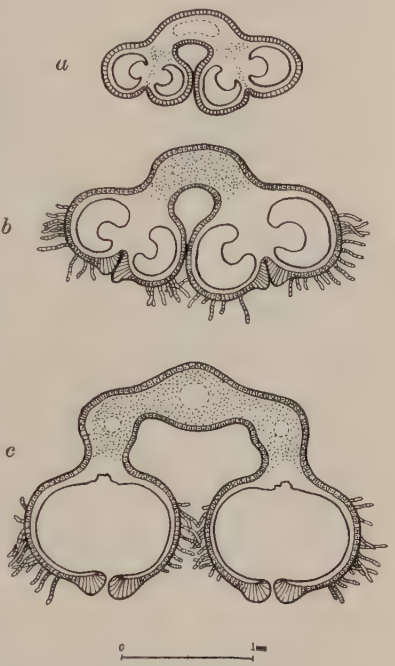


Abb. 2. Antherenquerschnitte von *Sanchezia nobilis*; drei verschiedene Altersstadien: *a* sehr junge Anthere (aus 6,5 mm langer Knospe), *b* ältere Anthere (aus Knospen über 16 mm Länge), *c* offene Anthere

Auffallend ist, daß nach dem Öffnen der Theke die ganze Scheidewand mit ihren in den Pollenraum vorspringenden Gewebeleisten auf

einige unscheinbare Falten verschrumpft ist (vgl. die Abb. 2 *b* und *c*). Die gleiche Erscheinung sieht man bei Antheren von *Acanthus* und anderen Pflanzen mit ähnlich gebauten Antheren.

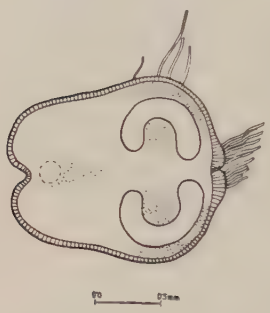


Abb. 3. Antherenquerschnitt von *Acanthus mollis*

Acanthus mollis L.

Die Antheren sind monothezisch. Es wurden nur zwei Zeitpunkte aus der Antherenentwicklung herausgegriffen und geprüft.

Eine geschlossene Anthere (kurz vor dem Öffnen) führte geringe Stärkemengen um das Gefäßbündel sowie in den in den Pollenraum vorspringenden Gewebsleisten und in der Wand der Klappen (Abb. 3). In der offenen Anthere war alles bis auf Spuren um das Gefäßbündel verschwunden.

Acanthus montanus (NEES) T. AND.

In 10 mm langen Antheren (aus 15 mm langen Knospen) war keine Stärke anzutreffen. In 13 mm langer Anthere (aus 18 mm langer Knospe), die kurz vor der Anthese stand, fand sich Stärke reichlich im Konnektiv, in der Nähe des Gefäßbündels und so wie bei *Sanchezia* in der Epidermis der Klappen mit Ausnahme der Rand- und Verbindungszellen. In der offenen Anthere war aber diese ganze Stärke abgebaut. Zucker war zur Zeit der Stärkespeicherung sowie auch nach dem Öffnungsvorgang deutlich nachweisbar.

Labiatae

Salvia pratensis L.

Die zwei Staubgefäße stellen durch die besondere Verlängerung ihrer Konnektive und Verkümmerung der einen Theke eine ausgezeichnete Hebeleinrichtung dar, die in bekannter Weise den Blütenbesuchern den Pollen auflädt.

Stärke zeigte sich in diesem ganzen Gebilde fast nie, nur im Konnektiv, in der Nähe der Pollen bildenden Theke, fand ich kurz vor dem Öffnen kleine Stärkekörner in mäßiger Menge. Bei offener Theke war auch diese verschwunden. Bezüglich des Zuckers konnte durch gesonderte Untersuchung der einzelnen Teile folgende Verteilung festgestellt werden: vor und nach dem Öffnen ist Zucker in ziemlicher Menge im Konnektiv und der blattartig verbreiterten, unfruchtbaren Theke. Die fruchtbare Theke gab aber mit keiner Reaktion jemals einen Niederschlag.

Salvia splendens KER-GAWL.

Die Staubgefäße scheinen ein gleiches oder ähnliches Verhalten aufzuweisen wie die der vorigen Art. Stärke fand ich nie; Zucker war vor

und nach dem Öffnen vorhanden, aber so schwach, daß seine räumliche Verteilung nicht angegeben werden kann.

Liliaceae

Die Gattung *Lilium* bildet durch ihre großen Antheren ein sehr günstiges Untersuchungsobjekt und in bezug auf Stärke- und Zuckerauftreten zeigt sich ein sehr ausgeprägtes Verhalten. Diese Gattung soll daher ausführlicher besprochen werden.

Die Antheren zeichnen sich durch überaus große Schrumpfung beim Öffnungsvorgang aus. Diese beträgt in der Längsrichtung ein Drittel bis zwei Drittel der ursprünglichen Länge. Dies hat seine Ursache darin, daß nahezu das gesamte Antherengewebe aus großen Faserzellen besteht, welche bei Wasserverlust großer Kontraktionen fähig sind. Nur die Epidermis und das Gefäßbündel mit seiner nächsten Umgebung bestehen aus faserlosen Zellen. Die Epidermis zeigt hier allgemein jenes starke Anschwellen der Randzellen, das ganz offensichtlich im Dienste der Durchreißung der Klappennaht steht (siehe S. 174). Das Tapetum ist zur Zeit des Öffnens fast gänzlich verschwunden. Ein öliger Pollenkitt von gelber bis orangeroter Farbe ist meist reichlich vorhanden.

Lilium Henryi Bak.

zeigte in der ganz jungen Anthere (aus 4 mm langer Knospe) einen ausschließlich auf das Konnektiv beschränkten, starken Stärkegehalt. Bei einer 9 mm langen Knospe zog sich die Stärke auch stark in die späteren Faserzellen der Klappen hinein und bei einer 24 mm langen Knospe war das gesamte Antherengewebe (nämlich Konnektiv, späteres Endothecium, Scheidewand der Pollenfächer und Tapetumzellen) mit großen, meist zusammengesetzten Stärkekörnern erfüllt. Bei einer 20 mm langen Anthere (aus 30 mm langer Knospe) führte schließlich auch die Epidermis reichlich Stärke. Die Stärkekörner der innern Gewebsschichten besaßen einen Durchmesser von 10 bis 20 μ, während die Epidermis viel kleinere Körner enthielt. Zuletzt war nur mehr das Gefäßbündel und das Nahtgewebe stärkefrei (Abb. 4 *a*). Die Klappenrandzellen besaßen die gleiche Höhe wie die übrigen Epidermiszellen und die Faserleisten der Endotheciumzellen waren noch nicht ausgebildet. In etwa 25 mm langer Anthere (aus 40 mm langer Knospe) war ein deutlicher Stärkeschwund zu bemerken (Abb. 4 *b*). Das Konnektiv und der größte Teil der Klappen enthielten jetzt nur mehr verstreute Stärkekörner. Etwas deutlicher war die Stärke noch im Tapetum und den Klappenenden festzustellen, und zwar in etlichen Faserzellen und den jetzt etwa auf die doppelte Höhe vergrößerten Randzellen. Auch die Schließzellen der zahlreichen Spaltöffnungen behielten ihre Stärke. Die vergrößerten Randzellen der beiden Klappen hatten sich schon fest aneinandergelegt, so daß die unvergrößert

gebliebenen Verbindungszellen ganz offensichtlich einen das Öffnen fördernden Zug erlitten. Gleichzeitig waren in den Endotheciumzellen die Faserleisten aufgetreten. Nun brauchten nur mehr die im II. Abschnitt besprochenen Zellwandtrennungen vor sich zu gehen und die Anthere war zum Aufrollen ihrer Pollenfächer bereit. Die offene Anthere enthielt Stärke nur mehr in den Schließzellen der Spaltöffnungen, manchmal ganz vereinzelte Körner im Konnektiv.

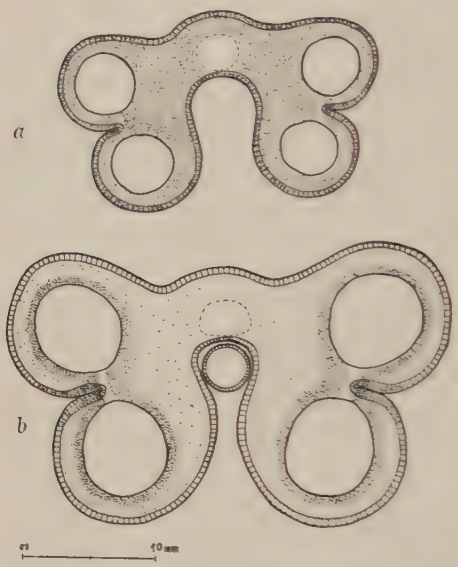


Abb. 4. Antherenquerschnitte von *Lilium Henryi*: *a* jüngere Anthere aus 30 mm langer Knospe, *b* ältere Anthere aus 40 mm langer Knospe

In deutlichem Zusammenhang mit dem Stärkeabbau steht das Auftreten von Zucker in der Anthere Solange noch Stärkespeicherung stattfand, war keine Spur von Zucker nachzuweisen. Aber in dem Augenblick, da der Stärkeabbau einsetzte, trat in Konnektiv und Klappen ein starker Zuckergehalt auf, der auch noch in der offenen Anthere, wenn auch etwas schwächer, nachzuweisen war.

Lilium Thunbergianum R. et S. zeigte ebenfalls den Abbau beträchtlicher Stärkemengen bei Antheren aus 23 bis 26 mm langen Knospen, bei gleichzeitigem Auftreten der Faserleisten im Endothecium. Die offenen Antheren waren ganz stärkefrei. Auffallend ist, daß hier vor und nach Abbau der Stärke kein Zuckergehalt nachzuweisen war.

Lilium martagon L.

scheint sich wie die vorgenannte Art zu verhalten.

Lilium speciosum THUNBG.

schließt sich in seinem Verhalten den vorgenannten Arten eng an. Bei einer Knospenlänge von etwa 30 mm begann der Abbau der Stärke, wobei sich aber ein vorübergehender Zuckergehalt bemerkbar machte. Antheren aus 54 mm langen Knospen (ungefähr einen Tag vor der Anthese) sowie offene Antheren erwiesen sich wieder als zuckerfrei. Als Besonderheit muß erwähnt werden, daß bis zur Anthese, also weit über den Zeitpunkt des hauptsächlichsten Stärkeabbaues hinaus, in den Randzellen, die sich schließlich auf die etwa dreifache Höhe vergrößert hatten,

noch ziemlich reichlich Stärkekörner anzutreffen waren. Auch in der ganz verschrumpften offenen Anthere fand sich noch etwas von dieser Stärke. Eine ähnliche Verzögerung im Abbau der Stärke dieser Zellen zeigte sich schon bei *Lilium Henryi*, wo sie aber doch noch vor dem Öffnen vollkommen verschwand. Die Stärke der Schließzellen der Spaltöffnungen der Antheren blieb erhalten.

Lilium tenuifolium Fisch.

Die Stärke wird erst kurz vor der Anthese abgebaut. Zucker war noch vor dem Verschwinden der Stärke aufgetreten und auch in der offenen, stärkefreien Anthere enthalten.

Lilium candidum L.

Die Stärke wurde in etwa 20 mm langen Antheren (Knospe 50 mm lang) abgebaut. Hier waren, wie bei *Lilium speciosum*, die Klappenrandzellen nach ihrer Vergrößerung jener Teil der Epidermis, der seine Stärke am längsten enthielt. Zucker trat zur Zeit des Stärkeabbaues auf und war auch in der Anthere der verwelkten Blüte reichlich vorhanden.

Lilium bulbiferum L.

Antheren von 6 mm Länge (aus 10 mm langen Knospen) führten in den bereits mit Faserleisten versehenen Endotheciumzellen Stärke. Ebenso sind die Schließzellen der Spaltöffnungen an den Antheren wie gewöhnlich Stärke führend. Erst eine 12 mm lange Anthere war in allen Teilen (bis auf das Nahtgewebe) voll Stärke. Als sie 14 mm lang war (der frei sichtbare Teil des Filaments hatte sich unterdessen von 2 mm auf 25 mm verlängert), war die Stärke wieder vollständig verschwunden. Bei einer Länge der Anthere von 15 mm trat die Anthese der Blüte ein. Zucker war sowohl vor der Stärkespeicherung vorhanden (FR), als auch nach dem Stärkeschwund, sowie in den offenen Antheren, deutlich nachweisbar (FR und SR).

Lilium regale Wils.

besaß bereits in 6 mm langen Antheren viel Stärke im Konnektiv und in den subepidermalen Zellen der Klappen. Das Nahtgewebe blieb wie üblich stärkefrei. Schon bei 14 mm Länge der Anthere (zur Zeit der Anthese ist sie 27 mm lang) war die Stärke wieder völlig verschwunden. Auf Zucker wurde nur die offene Anthere geprüft, wobei die FR schwach positiv und die SR negativ ausfielen.

Lilium tigrinum Ker-Gawl.

Von dieser Art wurden 21 mm lange Antheren aus Knospen, die noch einige Tage vor der Anthese standen, geprüft, die reichlich Stärke (große Körner in den Faserzellen, kleine in den übrigen Zellen) und besonders

reichlich Zucker enthielten. In der offenen Anthere waren Stärke und Zucker verschwunden.

Im Anschluß an die Besprechung der Antheren sollen noch die Eigenschaften der Perianthblätter einiger untersuchter Lilienarten angeführt werden.

Lilium Henryi und *L. speciosum* besitzen auf der Innenseite der Kronblätter auf ungefähr $^1/_3$—$^1/_2$ ihrer Länge ein überaus reichlich Nektar absonderndes Nektarium.

Während der ganzen Dauer des Knospenzustandes führten die Perianthblätter reichlich Kohlehydrate, und zwar in folgender Verteilung: Die Blätter des inneren Perianthkreises enthielten reichlich Stärke, nur die Epidermis und der chlorophyllgrüne, nach außen gewendete Teil der Mittelrippe waren stärkefrei. Zucker war sehr reichlich vorhanden. Die Blätter des äußeren Perianthkreises führten die Stärke nur auf ihrer nach innen gewendeten Seite und einen Zuckergehalt, der etwas schwächer als der der inneren Perianthblätter sein dürfte. In der offenen Blüte war Stärke hauptsächlich unter den Nektarien in größerer Menge anzutreffen, während sich Zucker in der ganzen Blattfläche sehr reichlich vorfand.

Lilium tigrinum besaß in den Perianthblättern der Knospe reichlich Stärke. Zucker wurde nur durch die FR angezeigt, die SR blieb negativ. In der offenen Blüte war aber die Stärke vollständig verschwunden, dafür war ein überaus reicher Zuckergehalt anzutreffen.

Lilium candidum führte im Perianth nur in den Schließzellen Stärke. Zucker war in ziemlicher Menge vor und nach dem Öffnen der Blüte vorhanden.

Agapanthus africanus (L.) HOFFGG.

erinnert in seinem Verhalten in manchen Zügen an das von *Lilium*. Antheren 8—13 mm langer Knospen waren reich mit Stärke versehen, nur Epidermis, Tapetum und Nahtgewebe waren stärkefrei. Die Pollenausbildung war um diese Zeit im wesentlichen beendet, die Faserleisten waren noch nicht vorhanden. Bereits in etwa 13 mm langen Knospen wurde die Stärke stark abgebaut, aber Faserleisten waren noch immer nicht aufgetreten; auch im Nahtgewebe waren noch keinerlei Trennungen vor sich gegangen. Erst im Verlauf der folgenden Entwicklung entstanden die Faserleisten und es wurde die Vergrößerung der Klappenrandzellen durchgeführt. Antheren aus 18—20 mm langen Knospen zeigten bereits Faserleisten und deutliche Randzellen, aber noch immer das geringe Stärkevorkommen wie vorher. Blüten anderer Exemplare zeigten in diesem Zustand keine Stärke mehr. Das Nahtgewebe war noch immer unversehrt. Erst als die Entwicklung bereits

der Anthese entgegenging, wurden die Trennungen im Nahtgewebe durchgeführt. Jetzt verschwanden auch die letzten Stärkereste im Antherengewebe.

Sehr auffallend ist die Art des Zuckerauftretens. Solange noch Stärke (wenn auch nur wenig) vorhanden war, ließ sich Zucker nicht nachweisen (FR und SR). Erst zur Zeit, da die Durchführung des Nahtrisses einsetzte, also in fast aufblühreifer Knospe, machte sich plötzlich ein deutlicher Zuckergehalt bemerkbar. Die Osazonausscheidung ließ sogar eine gewisse örtliche Verteilung erkennen, wobei besonders die Epidermis der Klappen reichen Niederschlag lieferte. Endothecium und Klappen zeigten geringere Mengen. Die stark geschrumpften offenen Antheren zeigten noch immer einen reichen Zuckergehalt.

Die Perianthblätter der Knospen waren bis auf die Epidermis voll Stärke, die erst zur Zeit der Anthese abnahm und in der offenen Blüte nur mehr ganz spärlich vorzufinden war. Zucker war schon während der Knospenlage nachzuweisen (allerdings nur mit FR), aber schon vor der Anthese mit beiden Reaktionen und gab bei offenem Perianth stärkste Niederschläge mit beiden Reaktionen.

Hemerocallis fulva L.

Junge Antheren (5 mm lang) zeigten viel Stärke im ganzen Querschnitt, mit Ausnahme der Epidermis und des Nahtgewebes. Dann (bei 7,5 mm Länge) nahm die Stärkemenge stark ab, bevor noch Faserleisten aufgetreten waren. Bei etwa 9 mm Länge verschwand die Stärke ganz und es traten die Faserleisten auf, die aber zuerst nur das Endothecium der Klappen bildeten, dann erst wurden sie auch im größten Teil des Konnektivs ausgebildet.

Hemerocallis Dumortieri Morren

führte zu keinem Zeitpunkt Stärke in den Antheren. Zucker wurde aber durch die FR jederzeit angezeigt.

Colchicum autumnale L.

7 mm lange Antheren aus Knospen, die eben durch den Boden kamen, besaßen nur Spuren von Stärke, und zwar in der Epidermis. Zur Zeit der Anthese verschwanden auch diese.

Uvularia grandiflora Sm.

Kurz vor der Anthese der Blüten war etwas Stärke im Konnektiv zu finden, verschwand aber in der offenen Anthere. Gleichzeitig schien auch der Zuckergehalt abzunehmen, denn vor dem Öffnen waren die FR und die SR stark positiv, nach dem Öffnen fielen die FR schwächer und die SR negativ aus.

Gagea lutea (L.) KER-GAWL.

In jüngeren Knospen kamen in vereinzelten Faserzellen kleine Stärkekörner vor, später waren auch diese verschwunden. Zucker war erst in geringer Menge, kurz vor der Anthese aber reichlich vorhanden.

Die folgenden Arten der Liliaceen zeigten, ähnlich wie die schon zuletzt angeführten, so geringe oder gar keine Vorkommen von Kohlehydraten in den Antheren, daß ihre Untersuchung in der üblichen Weise, bzw. mit den zur Verfügung stehenden Arbeitsmethoden keine genaueren Einzelheiten erkennen ließ.

Hosta coerulea TRATT. und *Hosta Sieboldiana* ENGL.

führten in den Antheren kleine Stärkemengen im Konnektiv, am deutlichsten meist um das Gefäßbündel. Auch in offenen Antheren waren noch Spuren vorhanden. Zucker war nur in fast reifen und offenen Antheren und auch da höchstens in ganz kleinen Mengen vorhanden (FR schwach positiv, SR stets negativ).

Convallaria majalis L.

In der geschlossenen Anthere zeigten sich in der Epidermis vereinzelte zusammengesetzte Stärkekörner, die in der offenen verschwanden.

Allium ursinum L.

Geschlossene und offene Antheren waren immer stärkefrei: auch Zucker schien stets zu fehlen. Bei geöffneten Staubbeuteln schieden sich Osazone in der Nähe des Filamentes ab.

Allium Rosenbachianum REGEL

In den Antheren dreier verschiedener Altersstufen war nie Stärke zu beobachten.

Ornithogalum Boucheanum ASCHERS.

führte auch nie Stärke, wohl aber stets etwas Zucker in den geschlossenen und in den offenen Antheren.

Tulipa silvestris L. und *Tulipa suaveolens* ROTH

hatten schon in der Knospe stärkefreie Antheren. Nur die FR gab einen schwachen Niederschlag.

Veltheimia capensis RED. und *Fritillaria* sp.

zeigten nie Stärke oder Zucker im Antherengewebe.

Aloë ciliaris HAW.

verhielt sich fast wie die vorigen Arten, nur daß mit der FR in älteren und offenen Antheren ein Niederschlag entstand.

Amaryllidaceae

Clivia miniata Regel

Die jüngsten Blütenknospen stecken tief zwischen den zweizeiligen Blättern und wären daher nur unter starker Beschädigung der ganzen Pflanze zu erhalten. Die Untersuchung begann deshalb erst bei 9 mm langen Knospen[1], die durch Auseinanderdrücken der Blätter gerade zu erreichen waren. Die Staubbeutel derselben enthielten nur wenig Stärke und diese beschränkte sich auf die Epidermis der Klappen. In 12—15 mm langen Knospen, gleichgültig, ob noch tief zwischen den Laubblättern verborgen oder ob mit dem Blütenstandsschaft hoch emporgehoben, führten alle Teile der Antheren, mit Ausnahme des Nahtgewebes reichlich Stärke, besonders viel aber das Konnektiv. Etwas ältere Knospen (von 20 mm Länge aufwärts) zeigten einen deutlichen Stärkeabbau, wobei zuerst noch deutlichere Reste an folgenden Stellen zurückblieben (Abb. 5): in der Epidermis (einschließlich der Randzellen), am Übergang von Konnektiv und Scheidewand sowie um das Gefäßbündel. Bald aber verschwand alle Stärke bis auf die in der Epidermis (einschließlich Randzellen), sowie vereinzelte Körner an den übrigen genannten Stellen. Gleichzeitig waren jetzt auch die Faserleisten aufgetreten. In 45 mm langen Knospen war die Verbindung der Scheidewand mit den Verbindungszellen schon getrennt; Anthese trat erst bei einer Knospenlänge von 70 mm ein. Um diese Zeit war auch die Stärke der gesamten Epidermis geschwunden. Zuckernachweise blieben negativ bis zum Stärkeabbau. Dann gab die FR schwache Niederschläge, aber kurz darauf ließ sich Zucker mit keinem Reagens mehr nachweisen.

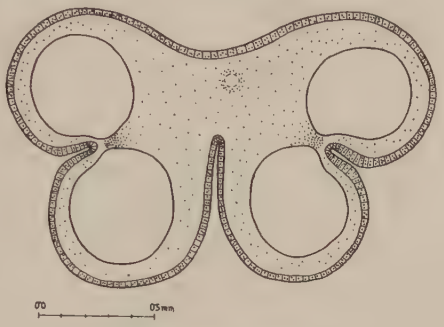


Abb. 5. Antherenquerschnitt von *Clivia miniata*

Clivia Gardenii Hook.

Die Untersuchung begann bei 14 mm langen Knospen, in deren Antheren die Faserleisten noch nicht zur Gänze ausgebildet waren. Kleine Mengen von Stärke fanden sich im Konnektiv und subepidermal in den Klappen. Eine 15 mm lange Knospe, deren Faserzellen bereits vollständig ausgebildet waren, führte Stärke nur in der Epidermis und subepidermal keine mehr. Von 17 mm langen Knospen aufwärts war gar keine Stärke mehr in den Antheren zu finden. Die FR blieb immer vollständig negativ.

[1] Immer ausschließlich des unterständigen Fruchtknotens.

Clivia nobilis LINDL.

Antheren aus 16 mm langer Knospe führten Spuren von Stärke, die in den offenen Blüten ganz fehlte. Zucker war nie nachweisbar (FR).

Hippeastrum sp.

Einer der häufig kultivierten Bastarde dieser Gattung mit leuchtend rotem Perianth zeigte ein von der vorigen Gattung stark abweichendes Verhalten.

Die 16 mm lange Anthere einer jüngeren (22 mm langen) Knospe führte im Konnektiv reichlich Stärke, etwas weniger in den späteren Faserzellen der Klappen, nichts in der Epidermis und dem Nahtgewebe. 22 mm lange Antheren aus großen Knospen, die der Anthese schon nahe standen, zeigten im Konnektiv und in den bereits ausgebildeten Faserzellen reichlich Stärke und auch ein wenig in der Epidermis. Die Randzellen sind zu dieser Zeit schon vergrößert, das Nahtgewebe aber noch unversehrt. Trotz der großen äußerlichen Veränderungen beim Öffnungsvorgang (die Antheren verkürzen sich in der Längsrichtung von 22 auf 7 mm, in der Querrichtung von 4 auf 1,5 mm) blieb die ganze Stärkemenge, im wesentlichen zumindestens, erhalten. Zucker war bei Antheren aus kleinen Knospen nicht nachzuweisen, in den 22 mm langen Antheren aber reichlich vorhanden. In der offenen Anthere war er wieder verschwunden (FR ganz schwach positiv, SR negativ).

Crinum Kirki BAKER.

15 mm lange Antheren aus 22 mm langen Knospen (der ganze Blütenstand steckt noch in der Hochblattscheide) enthielten nur in der Epidermis ein wenig Stärke. Größere Knospen aus einem älteren Blütenstand führten reichlich Stärke im Konnektiv und in der Klappenepidermis, aber fast nichts in den darunterliegenden Zellen. Eine noch ältere Knospe (33 mm lang) führte im Konnektiv und dem ganzen Klappengewebe ziemlich viel Stärke. Kurz vor dem Öffnen enthielt aber nur mehr die innerste Reihe der 2—3reihigen Faserschicht Reste davon. In der offenen, stark verkürzten Anthere war gar keine Stärke mehr enthalten (bis auf die in den Schließzellen der Spaltöffnungen).

Crinum capense HERB.

Bei dieser Art konnte ich wegen Mangels an Blüten nur feststellen, daß eine 23 mm lange Anthere aus einer großen, 70 mm langen Knospe im Konnektiv und den Faserzellen voll Stärke war, die in einer Anthere, die eben im Öffnen begriffen war, vollkommen fehlte. Zucker ließ sich nur in der stärkefreien Anthere vermuten (FR positiv; SR blieb aber immer negativ).

Alstroemeria caryophyllacea Jacq.

Hier war keinerlei Stärkespeicherung anzutreffen, dafür war ein starker Zuckergehalt festzustellen, der sowohl in Antheren aus 23 mm langer Knospe, in eben noch geschlossener Anthere aus bereits offener Blüte, als auch in der offenen, stark geschrumpften Anthere anzutreffen war. In letzterem Fall erwiesen sich die Niederschläge sogar als ungewöhnlich stark.

Vier Arten der Gattung *Agave* verhielten sich im wesentlichen gleich, indem sie ebenfalls nie Stärke, wohl aber stets Zucker führten.

Agave rigida Mill.

Vor dem Öffnen der Antheren war der Zuckergehalt sehr stark (die SR gab auch ohne Erhitzen auf dem Wasserbad nach einer Stunde die Osazonkristalle). Nach dem Öffnen schien der Zuckergehalt geringer zu sein.

Agave Goeppertiana Jacobi
und *Agave Victoriae Reginae* T. Moore

wiesen in den Antheren aller Altersstufen reichlichen Zuckergehalt auf. Ganz besonders reich an Zucker schien das Perianth, auch als es schon verwelkt und verschrumpft war.

Agave micracantha Salm-Dyck

wurde nur im Knospenzustand geprüft. Stärke fehlte. Zucker war mit der FR nachweisbar, die SR blieb aber negativ.

Sternbergia lutea (L.) Ker-Gawl.

besaß in 8 mm langen Antheren aus 21 mm langer Knospe nur ganz wenig Stärke und diese ausschließlich im Tapetum. In der offenen Anthere war keine Stärke anzutreffen. Zucker war in der Anthere aus obengenannter Knospe reichlich vorhanden. In der offenen Blüte schien die Menge stark abgenommen zu haben, denn die FR und die SR gaben nur schwache Niederschläge.

Leucojum vernum L. und *Galanthus nivalis* L.

zeigten in den Antheren, sobald die Blütenknospen aus dem Boden kamen und auch später, weder Stärke noch Zucker.

Narcissus pseudonarcissus L. und *N. incomparabilis* Curt.

enthielten in geschlossenen Antheren keine Stärke.

Haemanthus Katharinae Baker

führte in 18 mm langen Knospen in der ganzen Anthere spärliche Stärkemengen, etwas mehr in der Epidermis. Diese Stärke verschwand aber

noch vor dem Öffnen, während gleichzeitig ein schwacher Zuckergehalt auftrat (FR).

Iridaceae

Iris Kaempferi SIEBOLD

Das Konnektiv dieser *Iris*-Art ist bandartig abgeflacht und trennt die beiden Theken, die über das flache Konnektiv nach beiden Seiten stark vorstehen, ziemlich stark voneinander. Oberhalb der Anthere setzt es sich in einem kleinen korollinischen Anhang fort.

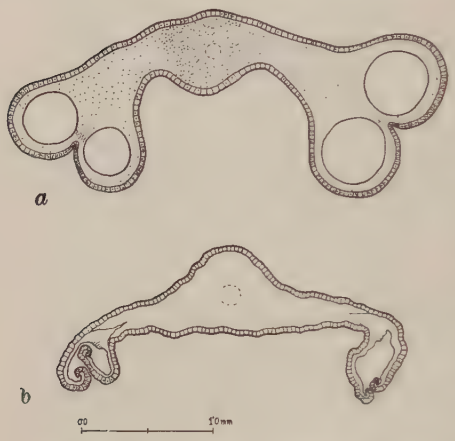


Abb. 6. Antherenquerschnitte von *Iris Kaempferi*: *a* aus einer Knospe, *b* geöffnet

Die geschlossene Anthere der im Tragblatt eben noch eingeschlossenen Knospe zeigte einen großen Stärkereichtum in ganz bestimmter Verteilung (Abb. 6*a*): Sehr viel Stärke sieht man im Konnektiv, besonders im Mittelteil. Rund um die Pollenräume befindet sich nur mäßig viel Stärke. Sehr reich an Stärke ist aber die Epidermis der Klappen und hiervon insbesondere die Klappenrandzellen (von normaler Epidermishöhe), während die Verbindungszellen ganz stärkefrei sind. Ebenso stärkefrei sind einige anschließende Zellen der Scheidewand und dann folgen plötzlich wieder etliche Zellen der Scheidewand, die besonders stärkereich sind. Die Stelle der späteren Gewebetrennungen war also auch hier wie bei fast sämtlichen jemals Stärke führenden Pflanzen stärkefrei. Die nächste Umgebung dieses stärkefreien Bezirkes wies in diesem Fall den größten Stärkegehalt auf. An der offenen Anthere waren folgende Veränderungen wahrzunehmen (Abb. 6*b*): Die Stärke des Konnektivs und die aller Faserzellen war verschwunden; nur jene stärkereichen Bezirke um die Öffnungsstelle, also Klappenepidermis und Rand der Pollenfachscheidewand, führten noch dieselbe reiche Stärkemenge wie früher, so daß es fast den Eindruck erweckte, als ob das Nahtgewebe selbst (wie es nur bei *Iris germanica* und *Paulownia tomentosa* der Fall war) stärkeführend wäre. Dieser Zustand blieb auch in der schon ganz verschrumpften Blüte erhalten. Der Zuckergehalt der geschlossenen Anthere war sehr gering (FR schwach negativ, SR negativ), aber in der offenen Anthere war plötzlich ein außerordentlich großer Zuckerreichtum festzustellen, der ebenso wie jene bestimmt gelagerten Stärkereste auch in der verwelkten Blüte nachzuweisen war.

Iris germanica L.

Die Antheren einer Knospe zeigten den seltenen Fall, daß im Nahtgewebe Stärke auftrat (vgl. *Paulownia*, S. 191). Sie trat dort sowie in dessen nächster Umgebung in ziemlicher Menge auf, während der übrige Querschnitt nur spärliche Stärkemengen aufwies. Dies steht im Gegensatz zum Verhalten der übrigen Arten dieser Gattung, denn auch *Iris Kaempferi*, die in der Nähe der Öffnungsstelle reichlich Stärke führt, hält mit großer Genauigkeit das Nahtgewebe selbst stärkefrei. Zucker war in der Anthere vor und nach dem Öffnen gleich deutlich vorhanden.

Iris subbarbata Joó und *Iris nepalensis* D. Don

Die Antheren aus größeren Knospen hatten den Nahtriß schon ausgebildet, obwohl sie äußerlich noch unversehrt aussahen. Hier war Stärke nur um die Öffnungsstelle reichlich vorhanden, und zwar in der Thekenscheidewand und in einigen auf der Seite des Pollenraumes liegenden Zellen des mehrschichten Endotheziums (nicht wie bei *Iris Kaempferi* in Epidermiszellen!). Das Konnektiv enthielt nur geringe Stärkemengen. Nach dem Öffnen und auch an eingetrockneten, verwelkten Antheren blieb die Stärke des Nahtbezirkes erhalten, die übrige nahm manchmal ab. Der Zuckergehalt war gering und ungefähr gleichbleibend.

Crocus ancyrensis Maw, *C. reticulatus* Steven, *C. Weldeni* Hoppe et Fuernr., *C. Balansae* J. Gay

Alle vier Arten wiesen in den Antheren keine Stärke auf, sobald die Blüten durch den Boden kamen. Frühere Altersstufen von Blütenknospen wurden nicht untersucht. Ein Zuckergehalt zeigte sich nur bei *Crocus ancyrensis*, bei allen andern Arten nicht.

Gladiolus palustris Gaud.

enthielt in älteren Knospen weder Stärke noch Zucker.

Gladiolus hybridus hort.

führte in Antheren aus älteren Knospen Stärke (aber nur in kleinem Umkreis um das Gefäßbündel des Konnektivs), die noch vor dem Öffnen der Anthere bis auf Spuren verschwand. Zucker war auch nur zu der Zeit, da noch Stärke vorhanden war, nachzuweisen (FR).

Zingiberaceae

Alpinia speciosa K. Schum.

Die Blüten stehen in traubigen Infloreszenzen, deren Teilblütenstände 1- bis 3blütig sind. Es ist nur ein großes fruchtbares Staubblatt vorhanden, dessen abwärts gerichtete Pollenfächer den Griffel zwischen sich einschließen, so daß nur die Narbe an der Spitze der Anthere hervortritt. Zwei weitere umgebildete Staubblätter bilden zusammen eine einheitliche

Lippe, die durch ihre Größe und ihre lebhaft gelbe und rote Färbung den wichtigsten Teil der Schaueinrichtung darstellt. Sämtliche Teile der Blütenhülle sind dicklich und machen einen wachs- oder porzellanartigen Eindruck. Ein Gesamtblütenstand von etwa 25 Teilblütenständen trägt eine Zeit hindurch Blüten sehr verschiedener Entwicklungszustände. Es wurden 21 Blüten eines solchen Blütenstandes durchgeprüft.

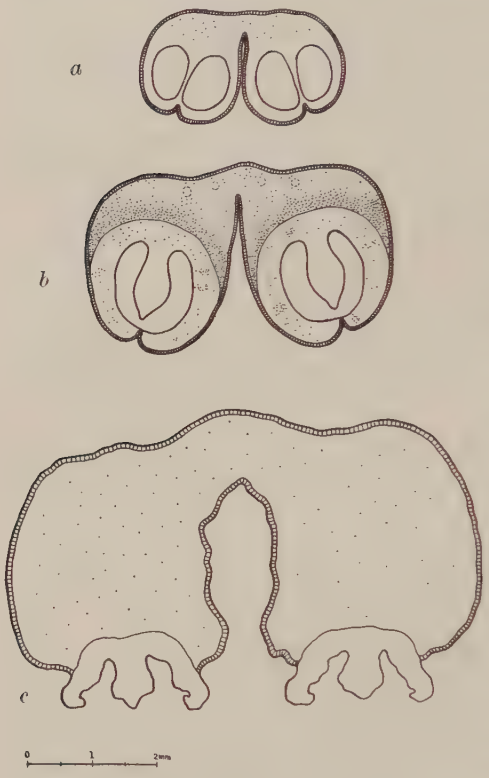


Abb. 7. Antherenquerschnitte von *Alpinia speciosa*: *a* sehr junge Anthere, *b* Anthere kurz vor dem Öffnen, *c* Anthere aus verwelkter Blüte

Die Untersuchung begann bei Knospen, welche 18 mm[1] lang waren. Der Pollen war um diese Zeit bereits ausgebildet, Faserleisten waren aber noch nicht vorhanden. Stärke fand sich nur im Konnektiv und auch hier nur in geringer Menge. Die Theken, welche gegen das Konnektiv histologisch scharf abgesetzt sind, führten gar keine Stärke (Abb. 7*a*). Im Verlauf der Entwicklung nahm die Stärke zu, besonders in dem an die Theken grenzenden Teil des Konnektivs. Bei 24 mm langen Knospen (die Pollenfächer einer Antherenhälfte waren bereits verschmolzen) trat auch im Thekengewebe Stärke auf, die aber aus anders geformten Körnern bestand als die des Konnektivs. Letztere bestand nur aus runden Körnern, während die Thekenstärke durchwegs aus länglichen, schwach gekrümmten Stäbchen gebildet wurde. Eine solche Verschiedenheit ist bei meinen Untersuchungen bei keiner anderen Pflanzenart vorgekommen. Jetzt traten auch die ersten Faserleisten auf, die sich aber noch kaum als verholzt erwiesen, bald darauf aber diese Eigenschaft erkennen ließen. Der Stärkegehalt nahm weiterhin zu und war kurz vor der Anthese als reichlich zu bezeichnen. Auch in den Klappen nahm die Stärkemenge zu, blieb aber stets in sehr unregelmäßiger Verteilung (Abb. 7*b*).

[1] Immer ohne den unterständigen Fruchtknoten gemessen.

In einer eben aufgegangenen Anthere hatte die Stärke zwar etwas abgenommen, ließ aber die gleiche Verteilung wie früher erkennen. In älteren und verwelkten Blüten fand ich erst noch Stärkereste im Konnektiv (Abb. 7*c*), schließlich überhaupt keine mehr.

Zucker war bis zur Anthese nicht sicher nachzuweisen. Die FR gab zwar stets einen starken Niederschlag, der aber flockig war und nicht die typischen braunroten Cu_2O-Kugeln zeigte. Außerdem färbte sich das ganze Präparat dunkelgrün, der Schnitt selbst wurde mehr oder weniger schwarz und undurchsichtig. Die SR zeigte keinerlei Niederschlag. Bei einer eben geöffneten Anthere änderten sich diese Verhältnisse aber sehr. Die FR zeigte noch immer denselben Niederschlag, aber die SR bildete jetzt Osazone in größter Menge. Dieser Zustand blieb auch bei verwelkenden Blüten erhalten.

Es schien in den Antheren, abgesehen vom Auftreten von Zucker und Stärke, noch ein ziemlicher Reichtum an Stoffen vorhanden zu sein, deren Natur nicht näher bestimmt werden konnte. Möglicherweise sind es Glykoside, wahrscheinlicher aber sind es Gerbstoffe. Hierfür sprechen folgende Beobachtungen: Mit Ferrichlorid gaben die Zellen des Konnektivs eine braune Färbung des Zellinhaltes, die aber nicht in allen Zellen gleich stark erschien. An jungen Antheren zeigten es besonders die Teile des Konnektivs, die weniger Stärke enthielten. Fehlingsches Reagens gab die schon vorher besprochenen Erscheinungen. Nach dem Öffnen der Pollenfächer nahm der Rauminhalt des Konnektivs auffallend stark zu (vgl. die Abb. 7*b* und 7*c*), die Stärke verschwand nach und nach, ebenso gaben nur mehr vereinzelte Zellen die Gerbstoffreaktion mit Ferrichlorid und der schon erwähnte außerordentliche Zuckergehalt machte sich bemerkbar. Es wäre möglich, daß hier nach der Anthese, ähnlich wie bei der Reifung vieler Früchte, Stärke und Gerbstoffe in Zucker umgewandelt würden.

Die große staminodiale Unterlippe der Blüte führte nie Stärke, zeigte aber mit Fehlingscher Lösung und Ferrichlorid dieselben Erscheinungen wie die Anthere. Die SR gab keinen Niederschlag. Es scheint hier in jeder Altersstufe nur der Gerbstoff vorhanden zu sein. Auch eines der weißlichen Perianthblätter gab die gleichen Erscheinungen.

Araceae

Von dieser stark abgeleiteten Familie kam eine größere Anzahl von Arten zur Untersuchung.

Arum maculatum L.

Ein Blütenstand, dessen Spatha noch eingerollt war, hatte folgende Beschaffenheit: Die Antheren waren noch geschlossen. Ein Querschnitt durch die Region der männlichen Blüten zeigte das Gewebe der Achse

(bis auf die Gefäßbündel) sowie die Staubgefäße in Konnektiv, Faserzellen und Epidermis ganz von Stärkekörnern erfüllt. Denselben Stärkereichtum zeigten die Keule, die Hindernisorgane und die Region der weiblichen Blüten. Sobald sich die Spatha aufrollte, waren die weiblichen Blüten belegungsreif, die männlichen Blüten blieben noch geschlossen. Ein kräftiger Aasgeruch machte sich bemerkbar. Die auftretenden Temperaturerhöhungen sind schon oftmals genau untersucht und beschrieben worden (LEICK, 1910, 1915). Die Keule enthielt im weiblichen Stadium fast keine Stärke mehr (spärliche Reste fanden sich im lockeren Markgewebe). Die nach unten anschließenden Hindernisorgane waren aber noch (bis auf die Epidermis) voll Stärke. Die Staubgefäße führten nur mehr in der Faserschicht etwas Stärke. Die Fruchtknoten sowie die Achse, der die männlichen und weiblichen Blüten aufsitzen, enthielten noch so viel wie früher. Sobald der Blütenstand in das männliche Stadium trat, war die Stärke aus fast allen Teilen des Blütenstandes (bis auf vereinzelte Stärkescheiden um Gefäßbündel) verschwunden, nur die Fruchtknoten waren noch immer voll Stärke. Während sämtliche Teile des Blütenstandes, außer den Fruchtknoten und der sie tragenden Achse, ihre Aufgabe beendet haben, verwelken und abfallen, bedeutet das Ende der Anthese für die weiblichen Blüten erst den Anfang einer neuen Entwicklung, nämlich der Frucht- und Samenbildung. Da hierzu jedenfalls wieder reichlich Kohlehydrate gebraucht werden, ist ein Zurückbehalten der schon vorhandenen Stärkemengen leicht verständlich.

Die Beobachtung des Gehaltes an Zucker ist in seiner Gesamtheit weit schwerer zu verfolgen. Die Keule des noch geschlossenen Blütenstandes schien manchmal zuckerfrei, in anderen Fällen war sie deutlich zuckerhaltig. Sobald das weibliche Stadium eingetreten war und der Stärkeabbau eingesetzt hatte, trat in allen Fällen Zucker auf, aber deutlich nur im Mark der (jetzt fast stärkefreien) Keule sowie in der Region der weiblichen Blüten. Im männlichen Stadium des Blütenstandes zeigte sich Zucker noch deutlich in der Keule und im Mark der Antherenregion. Die Antheren selbst ließen aber nie einen Zuckergehalt erkennen. Einige Untersuchungen mit der FR ließen auf Zucker im Mark des ganzen Blütenstandes schließen. Es kann sich hierbei sowohl um ein Zurückziehen des Zuckers in die tiefer gelegenen Teile der Achse handeln, als auch um ein bloßes Zwischenprodukt des Stärkeabbaus bei der Veratmung.

Daß es bei diesen Umsätzen zu mannigfaltigen Unregelmäßigkeiten kommen kann, mögen die folgenden Beispiele zeigen. Die Keule eines im männlichen Zustand befindlichen Blütenstandes führte in Gruppen der papillösen Epidermiszellen noch reichlich Stärke, während diese im ganzen übrigen Blütenstand fast vollkommen verschwunden war. Blüten-

stände vom natürlichen Standort im Wiener Wald[1], die durch andauernd heißes, trockenes Wetter ziemlich gelitten hatten (die Spatha auch junger Blütenstände war schlaff und welk, die Antheren vielfach schon in der noch geschlossenen Spatha aufgegangen), führten in der Keule auch bei noch geschlossener Spatha fast keine Stärke, dafür aber reichlich Zucker. Nur die Fruchtknoten führten die übliche Stärkemenge.

Arum nigrum Schott

Diese Pflanze wurde schon von Knoll (1926, S. 404) eingehend untersucht (s. S. 177). Appendix und Antherengewebe waren bei geschlossener Spatha voll Stärke. Bei geöffneter Spatha im männlichen Stadium fand sich Stärke nur mehr in folgender Verteilung: im Appendix Stärkescheiden um die Gefäßbündel, im Achsengewebe (in der Höhe der männlichen Blüten) am Rande des Rindengewebes gegen den von großen Lufträumen durchzogenen Markraum. Die Antheren selbst sind jetzt ganz stärkefrei. Sehr viel Stärke lagert in der Fruchtknotenwand und in dem Achsenteil, dem die Fruchtknoten aufsitzen.

Arum conophalloides Schott

Bei geschlossener Spatha war die Region der männlichen Blüten in allen Teilen voll Stärke, bei offener Spatha und offenen Antheren war sie ganz stärkefrei.

Arum Dioscoridis Sibth.

Bei geschlossener Spatha war reichlich Stärke im Appendix, den Hindernisorganen und den Antheren vorhanden. Im männlichen Stadium war der Blütenstand (2 Tage nach dem Öffnen der Spatha) in allen Teilen stärkefrei. Die Keule enthielt reichlich Zucker, die Antheren wenig.

Arum italicum Mill.

Bei noch geschlossener Spatha waren die Staubgefäße in allen Gewebsschichten voll Stärke. Ein Blütenstand mit offener Spatha im weiblichen Zustand führte noch reichlich Stärke in der Keule und den Antheren. Zucker war keiner vorhanden. Ein Blütenstand mit offenen Antheren war in den Antheren und im Appendix ganz stärkefrei. Die FR fiel schwach positiv aus.

Aglaonema simplex Blume

Die Untersuchung eines Blütenstandes, dessen Spatha schon offen, dessen Antheren aber noch geschlossen waren, zeigte das Gewebe der Blütenstandsachse und der Antheren noch voll Stärke. Am Ende der Anthese (die Antheren begannen sich zu bräunen) waren die genannten

[1] Die Untersuchung auf Zucker und Stärke fand erst 24 Stunden nach dem Abschneiden der Blütenstände statt.

Stellen vollkommen stärkefrei. Zucker war in der geschlossenen Anthere deutlich, wenn auch in geringer Menge vorhanden (die Osazonkristalle deuteten auf Maltose, s. S. 166); bei stärkefreien Antheren zeigte nur das Achsengewebe schwachen Zuckergehalt.

Aglaonema commutatum SCHOTT

Das Gewebe der geschlossenen Antheren war voll von Stärke. Die FR deutete auf schwachen Zuckergehalt. Offene Antheren habe ich nicht untersucht.

Schismatoglottis rupestris ZOLL. et MORITZI

Ein Blütenstand in noch geschlossener Spatha zeigte die Staminodien (an der oberen Hälfte des keuligen Gebildes), die Antheren (an der unteren Hälfte der Keule) sowie die Achse voll von Stärke. Sobald die Anthese vorüber war, rollte sich die Spatha wieder zusammen und jetzt war nirgends mehr Stärke anzutreffen. Die FR gab vor und nach der Anthese starken Niederschlag, die SR blieb aber negativ.

Caladium bicolor VENT.

Schon vor dem Öffnen der Spatha waren in den Antheren und in der Achse des Blütenstandes nur geringe Mengen Stärke anzutreffen. Wenn die Spatha offen war und der Pollen in feinen Fäden aus den Antheren ausgequetscht wurde, waren nur mehr vereinzelte Stärkekörner anzutreffen. Die FR ergab vor und nach der Entleerung der Antheren eine allgemeine Schwarzfärbung der Schnitte und einen schwachen Niederschlag. Die SR blieb stets negativ.

Anthurium Veitschii MAST.

Bei geöffneter Spatha, aber noch ganz geschlossenen Zwitterblüten waren alle Teile der Blüten vollständig stärkefrei. Die FR gab zuerst eine allgemeine Dunkelfärbung der Schnitte, dann reichlich einen flockigen Niederschlag (ähnlich wie bei *Alpinia*, s. S. 207). Offene Blüten habe ich nicht geprüft.

Philodendron Simsii KUNTH

Die Region der Antheren eines Blütenstandes mit noch geschlossener Spatha zeigte reichlich Stärke im Achsengewebe, aber fast nichts davon in den Antheren. Auch in der Region der Staminodien (am untern Ende der Antherenregion und in diese übergehend) war nur im Mark reichlich Stärke. Nach der Anthese schloß sich die Spatha wieder und dann war an keiner Stelle mehr Stärke anzutreffen. Die FR gab eine allgemeine Dunkelfärbung und einen Niederschlag (vor und nach der Anthese). Die SR blieb aber negativ; nur im Achsengewebe des Staminodialbezirkes bildeten sich einmal ganz wenig Osazone.

Philodendron Sellowianum K. Koch

Bei dieser Art zeigte sich bei noch geschlossener Spatha nur ein ganz geringer Stärkegehalt im Gewebe der Blütenstandsachse, der nach der Anthese bis auf spärliche Reste um die Gefäßbündel verschwand. Die FR gab Dunkelfärbung und geringen Niederschlag. Die SR blieb immer negativ.

Philodendron calophyllum Brogn.

Vor und nach der Anthese fand sich reichlich Stärke im Achsengewebe des Blütenstandes, aber nichts in den Antheren selbst. Die FR gab besonders nach der Anthese im Achsengewebe starken Niederschlag. Die SR (nur mit dem Knospenzustand ausgeführt) gab nur im Staminodialbezirk einen geringen Osazonniederschlag, in den übrigen Teilen des Blütenstandes keinen.

Amorphophallus Rivieri Durieu

Von dieser Art konnte nur ein Exemplar eines schon etwa zwei Tage vorher abgeschnittenen Blütenstandes untersucht werden. Die Antheren waren noch geschlossen. Sie haben unregelmäßigen Umriß und bestehen aus einem parenchymatischen Gewebe, in dem sich die Pollenräume befinden, die von einer einreihigen Faserschicht begrenzt werden. Die Zahl der Pollensäcke eines Staubblattes ist verschieden.

In der geschlossenen Anthere war reichlich Stärke im Parenchym, aber nichts in den Faserzellen und der Epidermis. Der große sterile Appendix führte viel Stärke in der Wandschicht, weniger im lockeren Maschengewebe des Innern. Die FR ergab in den Antheren nur schwache Niederschläge, im Appendix sehr starke. Die SR lieferte nur in letzterem reichlichen Niederschlag. Nach 10tägigem Stehen in Wasser waren die Antheren gereift und hatten den Pollen in kleinen Würstchen ausgepreßt. Auffallenderweise war jetzt noch Stärke an den gleichen Stellen wie früher zu finden und ihre Menge war kaum weniger geworden. Der Zuckergehalt ist nicht untersucht.

Ob dieses Verhalten demjenigen unter natürlichen Wachstumsbedingungen entspricht, ist sehr unsicher.

Zantedeschia albomaculata Baill.

Auch hier findet ein würstchenförmiges Auspressen des Pollens statt. Vor und nach diesem Vorgang war keine Stärke vorhanden. Die FR gab in der geschlossenen Anthere nur einen ganz schwachen Niederschlag und die SR blieb ganz negativ.

Calla palustris L.

Auch hier fehlte in der geschlossenen und offenen Anthere Stärke und Zucker.

IV. Auswertung der Untersuchungsergebnisse

Die Hauptaufgabe der vorliegenden Untersuchung war, wie schon einleitend erwähnt wurde, das Auftreten und Verhalten von Zucker und Stärke in den Antheren der Angiospermen einer eingehenderen Beobachtung zu unterziehen. In diesem Abschnitt soll nun versucht werden, an Hand der im vorigen Abschnitt besprochenen Untersuchungsergebnisse sowie der aus dem bisherigen Schrifttum entnommenen Beobachtungen die allgemeinen Erscheinungen herauszufassen.

Um den Wert der gemachten Beobachtungen richtig beurteilen zu können, muß auf die Schwierigkeiten und Mängel der Untersuchungsmethoden hingewiesen werden, die sich im Lauf der Untersuchung ergaben. Es ist vor allem schwierig, den Zeitpunkt bestimmter Entwicklungszustände festzustellen, da die Entwicklungsgeschwindigkeit durchaus keine stetige ist, vor allem wenn z. B. überwinternde Ruhezustände der Knospe eingeschaltet sind. Aber auch bei vielen anderen Pflanzen, deren Knospen nicht überwintern, treten Ruhepausen in der Entwicklung der Blütenknospen ein. Es vergehen oft Tage oder Wochen, in denen keine merkbare Änderung in der Entwicklung vor sich geht, bis durch den Eintritt bestimmter innerer oder äußerer Bedingungen wieder ein rascher Fortschritt in der Ausbildung der Knospe zu beobachten ist. Es genügt daher keinesfalls, die Beobachtungen in gleichen Zeitabschnitten zu machen, beziehungsweise die Knospengröße allein als Entwicklungsmaßstab zu nehmen, sondern es muß zuerst der Entwicklungsgang jeder einzelnen Pflanze untersucht werden und dann müssen die Beobachtungen in größerer oder geringerer Dichte aufeinander folgen. Außerdem wird es nötig sein, die Pflanze von verschiedenen Standorten, beziehungsweise das Verhalten in verschiedenen Jahren zu vergleichen, nötigenfalls auch die Pflanze unter bestimmten Außenbedingungen zu kultivieren. Nur so wird es möglich sein, ein wirklich richtiges Bild der inneren Vorgänge zu erhalten, die sich während der Entwicklung der Blüte abspielen, und unwesentliche, durch äußere Bedingungen beeinflußbare Erscheinungen davon abzutrennen. Diese Erfahrungen machte ich selbst erst im Lauf der Untersuchungen, so daß ich sie leider nur für einen Teil des Untersuchungsmaterials berücksichtigen konnte.

Einfacher gestaltet sich die Untersuchung der Frage, welche Vorgänge bei der Anthese und beim Öffnen der Staubbeutel vor sich gehen, da hier zwei deutlicher erkennbare Zeitpunkte vorliegen. Aber schon die Angabe „Staubbeutel kurz vor dem Öffnen" und „Staubbeutel offen" ist nicht immer eindeutig, da, wie im II. Abschnitt betont wurde, das Öffnen meist nicht in einem Schritt vor sich geht, sondern oft vorbereitende Schritte vorausgehen, die nicht unberücksichtigt bleiben dürfen.

Verhältnismäßig leicht ist die Bestimmung von Stärke durchzuführen, obwohl zu bemerken ist, daß sich nicht jede Stärke mit Jod

gleich schnell und gut anfärbt, sondern manchmal erst durch Verkleistern oder Quellenlassen vorbereitet werden muß. Größe und Dichte der Lagerung der Stärkekörner läßt einen Mengenvergleich meist unmittelbar anstellen, wenn man darauf achtet, daß Schnittdicke und Gewebeschrumpfung den Eindruck sehr beeinflussen können. Auch die örtliche Verteilung ist unmittelbar zu erkennen, nur werden beim Schneiden leicht Stärkekörner aus stärkereichen Zellen in benachbarte, an sich ganz stärkefreie Zellen vertragen und täuschen dort Stärkegehalt vor, oder der Zellinhalt angeschnittener Zellen geht verloren. Es ist daher auch in dieser Hinsicht größte Aufmerksamkeit am Platze.

Wesentlich schlechter lassen sich die Zuckerarten feststellen. Auf die Unsicherheit der verschiedenen Reaktionen wurde schon im methodischen Teil hingewiesen. Die Lokalisierung der Niederschläge ist oft nur eine scheinbare, indem dieselben oft bei verschiedenen Präparaten desselben Pflanzenteils an verschiedenen Stellen auftreten. Meist diffundiert der Zucker aus den zuckerhaltigen Zellen ganz heraus und die Niederschläge entstehen in der Umgebung der ehemals zuckerhaltigen Zellen. Über quantitative Unterschiede im Zuckergehalt aufeinanderfolgender Stadien habe ich mich nur in wirklich deutlichen Fällen geäußert.

Es ist durchaus möglich und sogar ziemlich sicher, daß in den Antheren neben oder statt Zucker und Stärke auch oft andere Stoffe, wie Glykoside und Gerbstoffe, eine Rolle spielen, deren Erfassung aber vielfach noch schwerer ist als die von Zucker und Stärke.

Im folgenden sollen zunächst die vielfältigen Erscheinungsformen nach ihrem Verhalten übersichtlicher in vier Gruppen angeordnet werden, worauf erst der Frage nach der physiologischen und ökologischen Bedeutung dieser Erscheinungen nähergetreten werden kann.

1. Gruppe

Deutlicher Stärkeverbrauch vor dem Öffnen der Anthere

Bei den verschiedenen *Lilium*-Arten machte sich zunächst durchwegs eine kräftige Stärkeanhäufung bemerkbar, die sich auf fast alle Teile des Gewebes der Anthere erstreckte. Nur das Nahtgewebe blieb stets stärkefrei. Die Stärke verschwand, zumindest zum allergrößten Teil, noch vor dem Zustandekommen des Nahtrisses. Seine Bildung geht hier und in vielen anderen Fällen dem Öffnen der Klappen eine ziemliche Zeit voraus, und in größeren Knospen ist er meist schon durchgeführt. Tritt die Anthese ein, rollen sich die Klappen sofort zurück. Um diese Zeit sind auch die letzten Stärkereste meist verschwunden. Eine Ausnahme machen die Stärkekörner in den Schließzellen der zahlreichen Spaltöffnungen, die auch nach der Anthese erhalten bleiben. Zucker war nicht bei allen Arten anzutreffen und er scheint nur manchmal als Zwischenprodukt des Stärkeabbaues aufzutreten. Als selbständiger

Speicherstoff kommt er bei *Lilium* nicht in Betracht. Innerhalb der Gattung machen sich verschiedene Unterschiede bemerkbar, doch sind dieselben kaum von wesentlicher Bedeutung. Ein Vergleich meiner Beobachtungen mit jenen WOYCICKIS an *Lilium* (an einer oder mehreren Arten ?) zeigt einige Unterschiede. Er stellt ganz einheitlich fest, daß der Stärkegehalt in den Klappen seinen Höchstwert nach der Lostrennung von der Scheidewand erreicht und kurz darauf eine Abnahme der Stärke einsetzt, die bald zum völligen Verschwinden derselben führt. Ich habe dagegen bei einigen Arten von *Lilium* festgestellt, daß der Großteil des Stärkeabbaues noch vor der Ausbildung des Nahtrisses stattfand. *Agapanthus africanus* zeigte reichlich Speicherung von Stärke (aber nicht in Epidermis und Nahtgewebe) und deren Abbau noch vor Ausbildung der Faserleisten und des Nahtrisses. Nach dem Stärkeabbau macht sich ein kräftiger Zuckergehalt bemerkbar, der auch in der offenen Anthere anhält. Die Pflanze wäre daher bezüglich des Zuckerhaushaltes der 3. Gruppe zuzuzählen, doch ist der Abbau der Stärke der eindrucksvollere Vorgang, weshalb ich sie lieber hier untergebracht habe. Als weitere Beispiele für einen verhältnismäßig frühzeitigen Stärkeabbau seien *Clivia miniata* und *Clivia Gardenii* herausgegriffen. Nach Abbau des größten Teils der Stärke bleiben zuerst noch Reste davon in der Epidermis (einschließlich der Randzellen) zurück und auch diese verschwinden noch vor dem Auftreten des Nahtrisses. Zucker tritt bei ihnen nie, oder zumindest nicht in nennenswerter Menge, auf.

2. Gruppe
Verschwinden der Kohlehydrate im Zeitpunkt des Öffnens der Anthere

Bei allen untersuchten *Arum*-Arten fiel der Abbau der Stärke der Antheren fast genau mit dem Eintreten der Pollenentleerung zusammen. Zucker konnte ich hier als Zwischenprodukt des Stärkeabbaues in den Antheren nicht nachweisen. Es ist daher auch hier nicht wahrscheinlich, daß eine Turgoränderung den Öffnungsvorgang herbeiführt. Der gleiche Stärkeabbau vollzieht sich in der Keule, zum Großteil aber schon im weiblichen Stadium des Blütenstandes. Er ist somit eine Erscheinung, die mit dem abgeleiteten Verhalten dieser ganzen Gattung in Zusammenhang steht. Auch die Gattungen *Aglaonema* und *Schismatoglottis* zeigten den Stärkeabbau zur Zeit der Pollenentleerung. Die übrigen von mir untersuchten Araceen zeigten aber keine Stärke in den Antheren und auch keine sonstigen deutlichen Stoffumsätze zur Zeit der Antherenöffnung.

Weitere Beispiele für diese 2. Gruppe liefern: die *Magnolia*-Arten, *Ranunculus thora*, *Tropaeolum majus* und *Cobaea scandens*. Die letzten zwei Arten zeigen zwar nie Stärke, wohl aber deutliche Zuckerspeicherung und eine Abnahme dieses Zuckergehaltes nach dem Öffnen. Für eine

Reihe windblütiger Holzgewächse beschreibt Heller (1935) Stärkeabbau beim Öffnungsvorgang (s. S. 178).

3. Gruppe
Die in der Anthere gespeicherten Kohlehydrate werden zur Zeit des Öffnungsvorganges nicht oder nur zum kleinen Teil abgebaut

Das beste Beispiel für diese Gruppe liefert *Rhododendron*. Die Wand der Antheren ist von Stärkekörnern vollkommen erfüllt bis auf die Stelle, an der später durch Gewebsauflösung der Porus entsteht, der allein dem Pollen den Austritt gestattet. Diese Stärke bleibt auch während der Anthese erhalten und fällt schließlich mit den Blütenteilen ab. Ein Rückführen in die Blütenachse oder eine Umwandlung in Zucker konnte nicht festgestellt werden. Aber nicht nur bei poriciden, sondern auch bei longiciden Antheren traten solche Kohlehydratspeicherungen auf: *Liriodendron tulipifera* führte reichlich Stärke und Zucker auch in schon verwelkenden Blüten. *Sanchezia nobilis* zeigte reichlich Stärke im Konnektiv und der Epidermis der Klappen bis zur Anthese. Dann nimmt die Stärke des Konnektivs langsam ab, die der Klappenepidermis bleibt aber voll erhalten. *Hippeastrum* sp. hielt die in Konnektiv und Faserzellen enthaltene Stärke über den Öffnungsvorgang hinaus fest, während bei den *Iris*-Arten die Stärke im Gewebe um die Öffnungsstelle erhalten blieb. Die *Agave*-Arten zeigten zwar nie Stärke in den Antheren, wohl aber große Zuckermengen vor und nach dem Öffnen; das gleiche war bei *Alstroemeria caryophyllacea* der Fall.

4. Gruppe
Die Antheren enthalten nur geringe oder überhaupt keine gespeicherten Kohlehydrate

In diese Gruppe scheint eine größere Anzahl von Pflanzen zu gehören, wie viele *Cactaceae*, *Liliaceae*, *Iridaceae*, *Amaryllidaceae* und andere. Es ist aber nicht ausgeschlossen, daß Pflanzen, deren Antheren nach den Angaben des III. Abschnittes als kohlehydratfrei gefunden wurden, doch zu gewissen Zeitpunkten Kohlehydrate enthalten.

Schließlich gibt es noch Pflanzen, die überhaupt kein ausgeprägtes, also ein wechselndes Verhalten in bezug auf die Kohlehydratumsätze in den Antheren zeigen, und andere, die höchstens als Zwischenglieder der aufgestellten vier Gruppen gelten können.

Ein Überblick über die Beobachtungen zeigt, daß der Kohlehydrathaushalt in den Antheren eine große Mannigfaltigkeit aufweist, die schon innerhalb der geringen Anzahl untersuchter Pflanzen fast alle denk-

möglichen Fälle verwirklicht hat. Für alle untersuchten Fälle gelten folgende Beobachtungen:

Fehlte Stärke in der geschlossenen Anthere, so ist sie auch in der offenen Anthere nie aufgetreten. Zucker wurde nur dann zur Zeit des Öffnungsvorganges neu gebildet, wenn vorhandene Stärke dabei abgebaut wurde. Fehlte diese aber schon in der geschlossenen Anthere, so wurde auch der Zucker zur Zeit des Öffnungsvorganges nie vermehrt. Eine Vermehrung oder Neubildung von Kohlehydraten findet also zur Zeit des Öffnungsvorganges nie statt.

Für den Öffnungsvorgang selbst scheint der Abbau oder die Veratmung von Kohlehydraten, wie sie *Arum* (nach Untersuchungen von KNOLL und meinen eigenen Feststellungen) und die windblütigen Holzgewächse (nach HELLER) zeigen, kaum in Betracht zu kommen, denn diese Vorgänge verliefen, sofern sie überhaupt wahrnehmbar waren, nur bei einem kleinen Teil der untersuchten Pflanzen wirklich zugleich mit dem Öffnen der Staubbeutel. Ein Teil der Kohlehydrate ist wahrscheinlich an den Wachstumsvorgängen beteiligt, die bei vielen Pflanzen die Bildung des Nahtrisses veranlassen (vgl. S. 175).

Auffallend gleichmäßig verhielt sich das Nahtgewebe (im Sinne der auf S. 167 gegebenen Umgrenzung), indem es auch bei den im übrigen stärkeführenden Antheren stärkefrei blieb. Ausnahmen fand ich bisher nur bei *Paulownia tomentosa* BAILL. und *Iris germanica* L. (s. S. 191 bzw. S. 205). Dies sind die einzigen Fälle, bei denen auch ich im Nahtgewebe Stärke antraf, wie es ZIEGENSPECK (1928) an *Iris pumila* und *Tulipa* (ohne Angabe der Art) beobachtete. Es soll nach ZIEGENSPECK die Stelle sein, an der die in der Anthere vorhandene Reservestärke am längsten erhalten bleibt. Bezüglich der Gattung *Iris* zeigt sich, daß dieses meiner Ansicht nach seltene Stärkevorkommen nun schon bei zwei Arten beobachtet wurde (drei andere Arten zeigten es aber nicht). Die zwei von mir untersuchten Arten von *Tulipa* (s. S. 200) führten hingegen überhaupt keine Stärke in den Antheren.

Die Epidermis zeigte gleichfalls in den meisten Fällen keine oder nur geringe Stärkemengen, in manchen Fällen aber war die Stärke hier ebenso reichlich wie in den subepidermalen Zellen, z. B. bei einigen *Lilium*-Arten (s. S. 195ff.) und den *Arum*-Arten (s. S. 207ff.), oder sogar streckenweise nur in der Epidermis anzutreffen, z. B. bei *Sanchezia nobilis* (s. S. 192ff.).

Im übrigen gewann ich den Eindruck, als ob bei vielen Pflanzen das Auftreten von Zucker und Stärke in den Antheren sehr von äußeren Umständen, wie Ernährung, Klima u. a., beeinflußbar wäre (vgl. Beobachtungen bei *Arum maculatum*, S. 208, und *Rhododendron hirsutum*, S. 189).

Geht man von der schon in der Einleitung gemachten Feststellung

aus, daß die Blütenregion ganz allgemein eine besonders reichliche Zufuhr von Nährstoffen erhält, so ist es ohne weiteres denkbar, daß auch den Antheren Nährstoffe im Überschuß zugeführt werden können. Da der Pollen bei seiner Ausbildung einer großen Zufuhr an Kohlehydraten bedarf, ist es leicht vorzustellen, daß der dem Pollen zufließende Nährstoffstrom nach Fertigstellung des Pollens nicht aufhört, sondern noch eine Zeitlang anhält, was unbedingt zu Reservestoffspeicherungen führen muß. Weiters ist es bekannt, daß Blüten stark atmende Pflanzenteile sind. Es ist daher zu erwarten, daß bei der Anthese in erster Linie Reservestoffe veratmet werden, was auch in vielen Fällen erwiesen ist (bei verschiedenen Araceen und windblütigen Holzgewächsen). Die Atmung könnte aber auch schon vor Eintritt der Staubbeutelreife die in der Blüte vorhandenen Reservestoffe verbrauchen. Vielleicht sind einige Beispiele aus der 1. Gruppe in dieser Weise zu deuten.

Das Verhalten der Kronblätter und Staminodien zeigt hinsichtlich des Umsatzes der Kohlehydrate öfters große Ähnlichkeit mit dem der Staubblätter. Bei vielen Pflanzen kommt es auch zu einem Kohlehydratreichtum aller Gewebe in der Blüte. Diese Kohlehydrate werden dann in allen Teilen der Blüte in der Form der gleichen chemischen Stoffe eingelagert. So sind die Blüten von *Tilia*-Arten, *Sparmannia africana*, *Feijoa Sellowiana*, *Agave*-Arten u. a. durchwegs sehr zuckerreich, aber nie stärkeführend. Einige *Lilium*-Arten, *Agapanthus umbellatus* u. a., wandeln die in den Kronblättern sowie die in den Staubblättern ursprünglich vorhandene Stärke in Zucker um, der aber in einigen Teilen der Blüte vollständig veratmet werden kann. Ein Zurückhalten größerer Stärkemengen in den Kronblättern tritt nicht häufig auf, am deutlichsten bei einigen *Ranunculus*-Arten. Bei *Rhododendron* zeigte sich, daß trotz stärkeerfüllter Antherenwand die Kronblätter stärkefrei blieben, auch wenn sich, wie bei vielen Gartenhybriden, Staubblätter zum Teil in Kronblätter umwandeln. Bei *Rhodothamnus chamaecistus* schließlich fanden sich, im Gegensatz zu dem eben genannten Verhalten, kohlehydratarme Antheren und sehr zucker- und stärkereiche Kronblätter.

Kurze Zusammenfassung

Viele Angiospermen weisen in den Antheren auffallende Speicherungen von Stärke und Zucker auf. Die räumliche Verteilung dieser Kohlehydrate zeigt bei den verschiedenen Pflanzenarten große Verschiedenheiten und sie ist bei manchen Arten sehr kennzeichnend, bei andern wieder schwankend. Die zeitliche Verteilung des Auftretens von Zucker und Stärke, bzw. deren gegenseitige Umwandlung zeigt größte Verschiedenheit. Die ausgeprägteren Fälle wurden zu vier Gruppen zusammengefaßt, die aber durch Übergänge verbunden erscheinen. Ein engerer Zusammenhang dieser Kohlehydratumsätze mit dem Öffnungs-

vorgang, wie er von WOYCICKI (1924) und ZIEGENSPECK (1928) angenommen und von HELLER (1935) vermutet wurde, konnte in den meisten Fällen nicht festgestellt werden. Für eine größere Anzahl von Pflanzen konnte die von WOYCICKI (1924) beschriebene Entstehung des Nahtrisses bestätigt werden. Nach meinen Beobachtungen scheint hierbei nicht Turgorsteigerung (nach WOYCICKI) maßgebend zu sein, sondern es dürften Wachstumsvorgänge im Sinne ZIEGENSPECKS die Hauptrolle spielen. Die Entstehung der Faserleisten zeigt nur in seltenen Fällen eine Gleichzeitigkeit mit dem Stärkeabbau, wie es NÁBĚLEK (1906) angibt. Bezüglich der chemischen Beschaffenheit der Faserleisten wurde in den meisten Fällen Verholzung nachgewiesen, doch fanden sich auch solche Pflanzen, die nur Zelluloseleisten besitzen und mit diesen dieselben Leistungen vollbringen.

Durch die Untersuchungen, die im III. Abschnitt dargestellt sind, konnte zugleich ein Beitrag geliefert werden für die Anschauung, daß die Pflanzen mit wertvollen Nähr- und Reservestoffen durchaus nicht immer wirtschaftlich umgehen, sondern daß, wie auch die Beobachtungen an Staminodien und Blütenhüllblättern zeigen, in der Blütenregion oft beträchtliche Mengen wertvoller Substanzen vergeudet werden, ohne daß es für die Pflanze von Schaden wäre.

Schriftenverzeichnis

Artopoeus A., 1903. Über den Bau und die Öffnungsweise der Antheren und die Entwicklung der Samen bei Ericaceen. Flora, **92**, 309—345.

Becquerel P., 1932. La déhiscence de l'anthère du lis blanc. Compt. rend. Acad. Sci. Paris, **195**, 165—167.

Buenning E., 1930. Über die Reizbewegungen der Staubblätter von *Sparmannia africana*. Proc. Kon. Akad. van Wet. Amsterdam, **33**, 284—294.

Burck W., 1906. Over den invloed der nectariën en andere suiker-houdende weefsels in de bloem op het openspringen der helmknoppen. Verslag Akad. Wetensch. Amsterd., Natuurk., **15**, 278—285.

Busse A., 1914. Vergleichende Untersuchungen der Blumen-, Kelch- und Laubblätter der Ranunculaceen. Diss. Kiel.

Detmer W., 1909. Das kleine pflanzenphysiologische Praktikum. 3. Aufl. Jena.

Exner F. und **Exner S.,** 1910. Die physikalischen Grundlagen der Blütenfärbungen. Sitzber. d. Akad. d. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., **119**, Abt. 1, 191—245.

Faber F. C., 1904. Zur Verholzungsfrage. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., **22**, 177—182.

Familler J., 1896. Biogenetische Untersuchungen über verkümmerte oder umgebildete Sexualorgane. Flora, **82**, 133—168.

Friesen G., 1935. Kritische Untersuchungen über den Nachweis von Ligninen in Zellwänden. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., **53**, 186—195.

Geffken K., 1934. Zur Bestimmungsmethodik biologisch wichtiger Kohlehydrate in Pflanzenmaterial. Bot. Arch., **36**, 345—376.

Goebel K., 1924. Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen. Ergänzgsbd. z. Organogr. d. Pfl. 2. Aufl. Jena.

— 1933. Organographie der Pflanzen. III. Teil, Samenpflanzen. 3. Aufl. Jena.

Guttenberg H., 1926. Die Bewegungsgewebe. (In: Linsbauers Handb. d. Pflanzenanatomie, I. Abt., 2. Teil, **5,** 93—100.) Berlin.
Haberlandt G., 1924. Physiologische Pflanzenanatomie. 6. Aufl. Leipzig.
Hannig E., 1910. Über den Öffnungsmechanismus der Antheren. Jahrb. f. wiss. Bot., **47,** 186—218.
Harris J. A., 1905. The Dehiscence of Antheres by Apical Pores. Missouri Bot. Garden, **16.** Annual Report, 167—257.
Heller J., 1933. Über Verholzungen in der Blütenregion windblütiger Holzgewächse. Beih. z. Bot. Centralbl., **51,** 1. Abt., 517—523.
— 1935. Über die Staubbeutel einiger windblütiger Holzgewächse. Beih. z. Bot. Centrabl., **53,** Abt. A, 82—94.
Hiller G. H., 1884. Untersuchungen über die Epidermis der Blumenblätter. Jahrb. f. wiss. Bot., **XV,** 411—449.
Kerner v. Marilaun A., neubearb. v. **Hansen A.,** 1913. Pflanzenleben. 3. Aufl., **2,** 269ff. Leipzig u. Wien.
Kanngießer F., 1909. Über plötzliche Blütenöffnung und Staubfadenempfindlichkeit bei *Sparmannia africana*. Gartenflora, **58,** 137—140.
Kisser J., 1926. Leitfaden der botanischen Mikrotechnik. Jena.
Klein G., 1932. Handb. d. Pflanzenanalyse, **II,** 1. Teil, 774ff.
Knoll F., 1926. Insekten und Blumen. Abh. d. Zool.-Bot. Ges. Wien, **12.**
Knuth P., 1898—1904. Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig.
Köstlin H., 1924. Zur physiologischen Anatomie gelber *Ranunculus*-Blüten. Bot. Arch., **7,** 325—346.
Lehmann O., 1931. Die quantitative Erfassung biologisch wichtiger Zuckerarten unter Ausschluß reduzierender, nicht kohlehydratartiger Körper. Planta, **XIII,** 575—642.
Leick E., 1910. Untersuchungen über die Blütenwärme bei Araceen. Diss. Greifswald.
— 1915. Die Erwärmungstypen der Araceen und ihre blütenbiologische Bedeutung. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., **33,** 518—536.
Marloth R., 1925. The Flora of South Africa. Capetown, London, **II,** Sect. II, 170.
Molisch H., 1921. Mikrochemie der Pflanzen. Jena.
Mühldorf A., 1925. Über den Ablösungsmechanismus der Gallen von ihren Wirtspflanzen nebst einer kritischen Übersicht über Trennungsgewebe im Pflanzenreich. Beih. z. Bot. Centralbl., **42,** Abt. I, 1—110.
Müller Leopoldine, 1934. Verholzungen in einer Orchideenblüte. Österr. Bot. Zeitschr., **83,** 98—108.
Müller Luise, 1893. Grundzüge einer vergleichenden Anatomie der Blumenblätter. Verh. d. Kais. Leop. Carol. Deutsch. Akad. d. Naturf., **53.** Halle.
Nábělek F., 1906. Über die systematische Bedeutung des feineren Baues der Antherenwand. Sitzber. d. Akad. d. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., **95,** Abt. I, 1427—1490.
Negodi G., 1933. Dispositivi anatomici preposti alla deiscenza dell'antera nel genere *Urtica* e *Parietaria*. Atti Soc. Nat. e Matem. Modena, **64,** 8.
— 1935. Studi comparativi sul piano metamorfico fiorale delle fanerogame. I. *Ranunculaceae*. Boll. Soc. Adr. Sci. Nat. Trieste, **34,** 1—95.
— 1936. Caratteri metarmorfici fiorali in alcuni gruppi di specie di *Papaveraceae*. Riv. di Biologia, **20,** Fasc. II.
Pax F., 1890. Allgemeine Morphologie der Pflanzen. Stuttgart.
Pohl F., 1932. Über sich öffnende Kristallräume in den Antheren von *Deherainia smaragdina*. Jahrb. f. wiss. Bot., **75,** 481—493.

Richter S., 1929. Über den Öffnungsmechanismus der Antheren bei einigen Vertretern der Angiospermen. Planta, **VIII**, 154—184.

Rodio G., 1933. Sul parossismo delle infiorescenze delle Aracee con osservazioni e ricerche sullo spadice dell'*Arum italicum*. Mill. Bull. Orto Bot. Univ. Napoli, **11**, 145—191.

Schneider J. M., 1907. Der Öffnungsmechanismus der *Tulipa*-Anthere. Diss. Altstätten.

— 1909. Zur ersten und zweiten Hauptfrage der Antherenmechanik. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., **27**, 196—201.

— 1911. Über das Öffnen des Nahtgewebes der Antheren. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., **29**, 406—416.

Schrodt J., 1901. Zur Öffnungsmechanik der Staubbeutel. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., **19**, 483—488.

Senft E., 1904. Über den mikrochemischen Zuckernachweis mit essigsaurem Phenylhydracin. Sitzber. d. Akad. d. Wiss. Wien, math.-naturwiss. Kl., **113**, Abt. 1, 3—27.

Siersch E., 1926. Vergleichende Versuche über die Mäule- und Phloroglucinreaktion beim Nachweis der Verholzung. Mikrochemie, **5**, 188—198.

Schips M., 1913. Zur Öffnungsmechanik der Antheren. Beih. z. Bot. Centralbl., **31**, 1. Abt., 119—208.

Städtler G., 1923. Über Reduktionserscheinungen im Bau der Antherenwand von Angiospermen-Blüten. Flora, N. F., **16**, 85—107.

Stäger R., 1902. Chemischer Nachweis von Nektarien bei Pollenblumen und Anemophilen. Beih. z. Bot. Centralbl., **12**, 34—43.

Steinbrinck C., 1895. Zur Öffnungsmechanik der Blütenstaubblätter. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., **13**, 55.

— 1901. Zum Öffnungsproblem der Antheren. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., **19**, 552—556.

— 1909 a. Zu der Mitteilung Schneiders über den Öffnungsmechanismus der Tulpenanthere. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., **27**, 2—10.

— 1909 b. Über den ersten Öffnungsvorgang bei Antheren. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., **27**, 300—319.

— 1915. Über den Nachweis von Kohäsionsfalten in geschrumpften Antheren. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., **33**, 66—72.

Strasburger E. und **Körnicke M.**, 1923. Das Botanische Praktikum. 7. Aufl. Jena.

Troll W., 1928 a. Über *Spathicarpa sagittifolia* Schott. Flora, **23**, 286—315.

— 1928 b. Über Antherenbau, Pollen und Pollination von *Galanthus nivalis* L. Flora, **123**, 322—343.

Tunmann O. und **Rosenthaler L.**, 1931. Pflanzenmikrochemie. 2. Aufl. Berlin.

Wettstein R., 1935. Handbuch der Systematischen Botanik. 4. Aufl. Leipzig u. Wien.

Wisselingh C., 1925. Die Zellmembran. (In: Linsbauers Handb. d. Pflanzenanatomie, I. Abt., 1. Teil, **3**/2, 90—134.) Berlin.

Wolff G. Ph., 1924. Zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte und biologischen Bedeutung der Blütennektarien. Bot. Arch., **8**, 305—344.

Woycicki M. Z., 1924. Recherches sur la déhiscence des Anthères et le rôle du stomium. Revue générale de botanique, **36**, 196—212, 253—268.

Ziegenspeck H., 1928. Zur Theorie der Bewegungs- und Wachstumserscheinungen bei Pflanzen. Bot. Arch., **21**, 449—647.

Zellphysiologische Untersuchungen über den Abblühvorgang bei *Iris* und *Gladiolus*

Von

Engelbert Bancher (Wien)

(Aus dem Pflanzenphysiologischen Institut der Universität Wien)

(Mit 9 Textabbildungen)

Einleitung

Die Blüten verschiedener *Iris*-Arten zeigen einen ganz eigenartigen Abblühvorgang. Beobachtet man etwa eine Blüte von *Iris germanica*, so wird man finden, daß sie sich schon nach einigen Tagen auffällig verändert. Die Blütenblätter werden zuerst, vom Rand her beginnend, glasig durchscheinend und schlaff. Dann rollen sie sich in ganz kurzer Zeit ein und lassen dabei oft einen violetten Saft abtropfen; auf jeden Fall wird es gelingen, den Saft herauszupressen, wenn man die Blüte zusammendrückt. Ich unternahm es, den Abblühvorgang der *Iris*-Blüte näher zu untersuchen. Beobachtung an verschiedenen Arten zeigte, daß auch andere *Iris*-Arten ähnlich wie *I. germanica* abblühen, daß aber auch noch eine weitere Form des Verblühens vorkommt. Es wurde zuerst versucht, die wesentlichen Phasen des Abblühens festzuhalten und zu beschreiben. Weiter wurden neben den morphologischen Veränderungen deren Ursache, nämlich die Zustandsänderungen der einzelnen Zellen, näher untersucht. Tatsächlich fanden sich deutliche physiologische Verschiedenheiten zwischen den Zellen verschieden alter Blüten. Die zwei Arten des Abblühens und einige dabei auftretende zellphysiologische Eigenheiten sollen im folgenden besprochen werden. Um Vergleichsmöglichkeiten zu besitzen, wurden gleichartige Untersuchungen auch an *Gladiolus*-Blüten ausgeführt, da hier, wenn man so sagen will, ein natürlicherer Abblühvorgang stattfindet.

Die Untersuchungen wurden im Pflanzenphysiologischen Institut der Universität Wien in den Monaten Mai und Juni 1936 und Juni bis August 1937 durchgeführt. Dem Vorstand dieses Institutes, Herrn Professor Dr. Karl Höfler, möchte ich an dieser Stelle für die Leitung und das

immerwährende lebhafte Interesse an den Untersuchungen meinen herzlichsten Dank aussprechen.

Die Anregung zu diesen Untersuchungen stammt von Herrn Professor Dr. FRITZ KNOLL, Direktor des Botanischen Gartens und Institutes der Universität Wien, dem ich auch für die Überlassung der Versuchspflanzen aus dem Botanischen Garten zu Dank verpflichtet bin.

Die *Iris*-Blüte und ihr Abblühvorgang

Die *Iris*-Blüte ist zweifellos eine der interessantesten des ganzen Pflanzenreiches. TROLL (1928) bezeichnet die drei einzelnen Lippensektoren als Sekundärblüten, da sie sich blütenökologisch tatsächlich wie einzelne Blüten verhalten und die ganze Blüte demnach den Charakter eines Blütenstandes zeigt.

Zuerst wurde *Iris germanica* genau untersucht (Abb. 1 *A*). Das Aufblühen erfolgt, wie es auch BUXBAUM (1934) beschreibt, um Mitternacht. Es läßt sich jedoch nicht mit Sicherheit der genaue Zeitpunkt angeben, an dem die Blüte als voll erblüht bezeichnet werden kann, da der Aufblühvorgang geraume Zeit in Anspruch nimmt. Die mehr oder weniger gestielte Blüte besitzt einen unterständigen, dreifächerigen Fruchtknoten. Über demselben ist sie am Grunde röhrenförmig, indem die Perigonblätter untereinander und mit den Staubblättern verwachsen sind. Die inneren und äußeren Perigonabschnitte sind voneinander auffallend verschieden und wechseln miteinander ab. BUXBAUM schlägt für den inneren Perigonkreis, in Anlehnung an die englische Terminologie, die Bezeichnung „Standarten", und für den äußeren die Bezeichnung „Lippen" vor.

Die Lippen bestehen aus einem großen auffallenden Endlappen und einem schmalen unteren Teil, dem Nagel. Der Endlappen ist herabgeschlagen und zeigt eine meist heller oder dunkler violette Zeichnung. Der Nagel ist schmal mit aufwärts gebogenen Rändern, die ihn so zu einer von der Seite unzugänglichen Rinne gestalten. Auf der Oberseite dieses leicht schräg aufwärts gerichteten Abschnitts findet sich ein bis auf den Endlappen reichender, schmaler, bärtiger, aus vielzelligen Haaren bestehender Mittelstreifen.

Die Standarten sind kräftig entwickelt und bestimmen dadurch sehr stark das Aussehen der Blüte. Sie sind beinahe gleich groß mit den Lippen und breiten sich von einem schmäleren Nagel zu einem knittrig gewellten Endlappen aus. Sie stehen aufrecht in der Mitte der Blüte und neigen helmartig gegeneinander. Die Krümmung erfolgt oberhalb der Mitte des Endlappens. Die Standarten zeigen keinerlei auffallende Zeichnung, sondern sind einheitlich blauviolett. Der Umriß aller Blumenblätter ist verkehrt eiförmig.

Die drei Staubblätter — nur der äußere Staubblattkreis ist ent-

wickelt — neigen sich in einem Bogen über die Lippen. Ihre Filamente sind, in der Höhe der Aufspaltung in die einzelnen Abschnitte, in der Perigonröhre befestigt. Die Antheren sind groß und extrors. Die Staubblätter sind von dem eigentümlichsten Teil der *Iris*-Blüte, dem Griffel,

Abb. 1. *Iris germanica*. *A* voll geöffnete Blüte. *a*, *b*, *c* Lippen; *d*, *e*, *f* Standarten; zwischen den Standarten *d* und *e* ist der eine Griffelast mit seinem quergestellten Narbenläppchen deutlich sichtbar. *B* eingerollte, verflossene Blüte mit aufgerichteten Nägeln

verdeckt. Dieser teilt sich ungefähr in der Höhe der Staubblattinsertion in drei blumenblattartig verbreiterte leicht gewölbte Äste. Diese sind über die Lippen gebogen und gehen in zwei meist schräg aufgerichtete, kurz gefranste Endläppchen über, deren eines das andere übergreift. An der Stelle der Spaltung der Endläppchen liegt an der Unterseite ein drittes ligulaartiges, halbmondförmiges Läppchen, die Narbe. Diese und die Griffeläste haben dieselbe Farbe wie die Standarten.

Gewöhnlich am dritten Tag nach dem Erblühen beginnt die Blüte abzuwelken. Die Blütenblätter werden zuerst welllig, faltig und schlaff, dann zeigen sich auf ihnen zahlreiche glasig durchscheinende Stellen, die an den Rändern besonders häufig sind, gegen die Mitte zu aber abnehmen. Betrachtet man die Zellen einer solchen durchscheinenden Stelle unter dem Mikroskop, so sieht man, daß sie farblos sind, während die Zellen in ihrer Umgebung noch violett sind. Das durchscheinende Aussehen dieser Stellen dürfte wahrscheinlich dadurch entstehen, daß der Zellsaft aus den Zellen austritt und die Interzellularen infiltriert.

Nun beginnen die Endlappen von den Rändern her gegen die obere Epidermis zu sich einzurollen und später dann, nachdem immer größere Teile der Blumenblätter durchscheinend geworden sind, erfolgt eine Einrollung von der Spitze gegen die Basis zu. Diese eben geschilderten Vorgänge spielen sich meist innerhalb eines Tages ab, seltener dauern sie zwei Tage. Die Standarten beginnen meist etwas früher abzuwelken. Die Nägel der Lippen richten sich während dieses Prozesses langsam auf. BUXBAUM führt dies auf ein Wachstum an der Unterseite zurück. Als letztes verfließen die blumenblattartigen Griffeläste und Narbenlappen. Im Endzustand sind die Nägel der Lippen steil aufgerichtet und werden von den zusammengerollten und verflossenen Wülsten der Blumenblätter gekrönt (Abb. 1 *B*). Drückt man eine solche Blüte zusammen, so tritt ein violetter Saft aus; bisweilen tropft dieser auch ohne einen solchen Druck ab. Betrachtet man eine verflossene Blüte unter dem Mikroskop, so sieht man, daß alle Zellen farblos sind, der Zellsaft also ausgeflossen ist. In den Zellen selbst finden sich noch Reste koagulierten Plasmas und die Zellwände haben ein faltiges, schlaffes Aussehen. Der ganze Schnitt erscheint schwach bläulich durch den in den Interzellularen infiltrierten Zellsaft.

Im Laufe der Untersuchungen zeigte es sich, daß im morphologischen und anatomischen Bau, im Verhalten beim Abblühen und in den zellphysiologischen Eigenheiten große Ähnlichkeit zwischen *Iris germanica* und folgenden von mir untersuchten Arten besteht: *I. pallida*, *I. florentina*, *I. sambucina*, *I. variegata* und *I. bohemica*. Als sehr interessant erwies sich, daß alle diese Arten sehr nahe miteinander verwandt sind, sie gehören nämlich systematisch in die Sektion *Pogoniris*. Die Arten dieser Sektion bilden leicht untereinander Bastarde und zeigen in ihrem Bau Xerophytencharakter.

Wie schon früher erwähnt, wurden bei den Untersuchungen auch *Iris*-Arten gefunden, die sich beim Abblühen ganz anders verhalten. Sie zeigen kein Verfließen der Blumenblätter und kein Abtropfen des Zellsaftes. Es waren dies *I. Monnieri*, *I. nepalensis*, *I. notha* und *I. Kaempferi*. Systematisch gehören diese Arten in verschiedene Sektionen der Gattung *Iris*.

Die Blütentracht dieser Arten ist etwas verschieden von der Blütenausbildung der ersten Gruppe, und zwar hauptsächlich bedingt durch die Verkümmerung der Standarten (Abb. 2). Diese sind bedeutend kleiner als die Lippen und zeigen eine löffelförmige Gestalt ohne deutliche Absetzung des Nagels. Sie stehen aufrecht, trichterförmig angeordnet, d. h. etwas schräg nach auswärts gerichtet. In der Mitte sind die einzelnen Standarten meist leicht zusammengefaltet. Die Lippen sind bedeutend größer und man kann leicht den Nagel, der horizontal angeordnet ist, und den herabgeschlagenen Endlappen unterscheiden. Die Lippen tragen keinen Bart, zeigen dafür aber ein dunkelgefärbtes Saftmal. Die blumenblattartigen Griffeläste und die dreieckigen Narbenläppchen zeigen meist die gleiche Farbe wie die Blumenblätter.

Abb. 2. *Iris notha*. Links Knospe, unten offene Blüte, oben abgestorbene Blüten mit korkzieherartig eingerollten Blütenblättern

Auch bei diesem Typus beginnt die Blüte am dritten Tag abzuwelken. Die Blumenblätter werden schlaff, ohne dabei die glasig durchscheinende Beschaffenheit anzunehmen. Die Standarten falten sich noch mehr um den Mittelnerv zusammen, während die Lippen sich von den Rändern her gegen die obere Epidermis zu einrollen. Die ganze Blüte macht dabei einen verrunzelten Eindruck. Im weiteren Verlauf des Abblühens rollen sich sämtliche Blumenblätter von der Spitze her korkzieherartig ein. An den Griffelästen und Narbenläppchen ist keinerlei Veränderung in Form und Lage zu bemerken. Drückt man eine solche Blüte zusammen, so wird es niemals gelingen, einen Saft herauszupressen, höchstens wird sich diese etwas feucht anfühlen. In diesem Zustand beginnt die Blüte langsam zu vertrocknen.

An den Blumenblättern der *Iris*-Blüte sind nach ihrer Form zweierlei Zellen zu unterscheiden. Die Zellen des Nagels und jene an den Hauptnerven zeigen länglich geradlinige Formen, während die übrigen Zellen

des Endlappens unregelmäßig gebuchtete Umrisse aufweisen. Letztere haben gewöhnlich große Kerne, die meist in einer Ausbuchtung der Zelle liegen. Zwischen den länglichen und ausgebuchteten Zellen sind Übergangszellen eingeschaltet, die ihrer Gestalt nach von einer Form zur anderen überleiten. Die Blütenfarbe rührt entweder von homogen im Zellsaft gelöstem Anthocyan her, oder von farbstoffhaltigen Inhaltskörpern. Verschiedene Farbtöne werden dadurch erzielt, daß in den Zellen farbiger Zellsaft und farbstoffhaltige Gebilde nebeneinander zu finden sind.

Ein Querschnitt durch ein Blütenblatt zeigt die oberen Epidermiszellen mit sehr großen Papillen ausgestattet, während diese bei den Zellen der unteren Epidermis etwas kleiner sind. Zwischen beiden Epidermen liegt ein mehrschichtiges Mesophyll mit großen Interzellularen. Der gefärbte Zellsaft befindet sich hauptsächlich in den oberen und unteren Epidermiszellen.

In den Blumenblattzellen der nicht verfließenden Arten finden sich zahlreiche Inhaltskörper. Diese sind von polyedrischer bis runder Gestalt, von verschiedener Größe und können farblos oder auch gefärbt sein. In Zellen von frischen Blüten sind diese Inhaltskörper stark lichtbrechend, während sie in abgewelkten Blütenzellen zu unregelmäßigen größeren Gebilden verflossen erscheinen.

Zellphysiologische Untersuchungen

Als erstes wurde das zellphysiologische Verhalten der beim Abblühen verfließenden Blüten untersucht. Schnitte verschieden alter Blütenblätter von *Iris germanica* wurden dazu verwendet. Es zeigte sich, daß in den Knospen und Blüten knapp nach dem Aufbrechen fast alle Zellen violette Farbe hatten, während in den älteren Blütenblättern sehr viele farblose Zellen auftraten und in den schon gänzlich abgeblühten fast nur mehr die länglichen Zellen entlang der Nerven violett waren.

Diese Schnitte wurden nun in 0,8 Mol Traubenzucker eingelegt und beobachtet. Nach einer Stunde waren alle violetten Zellen plasmolysiert, während die farblosen bis auf wenige Ausnahmen keine Plasmolyse zeigen. In diesen Zellen sieht man meist noch Reste des koagulierten Plasmas liegen. Bei den Ausnahmen, also den lebenden, plasmolysierten farblosen Zellen handelt es sich offenbar um die von TROLL (1928) beschriebenen farbstofffreien Zellen*.

Auch im Plasmolyseverhalten zeigen sich Unterschiede zwischen den einzelnen Altersstufen einer Blüte. Schnitte verschieden alter Blumen-

* TROLL gibt an, daß in den Blütenblättern sich sehr oft farbstofffreie Zellen vorfinden, und daß dadurch die gesamte Farbintensität des Blütenblattes etwas schwächer erscheint.

blätter von *Iris germanica* wurden in 0,45 Mol Traubenzucker eingelegt und nach einer Stunde beobachtet.

Knospe: Alle Zellen sind violett und haben konkave Plasmolyseformen. Die langgestreckten Zellen sind schwächer plasmolysiert und zeigen Plasmaströmung. Kerne sind zum Teil schon deutlich sichtbar; sie sind rund und strukturlos.

Blüte (frisch): Die Mehrzahl der Zellen ist violett und zeigt konvexe Plasmolyseformen. Manchmal ziehen noch dicke Plasmastränge zur Zellwand (Plasmoschise). Die Kerne sind schon deutlich sichtbar und gegen die Kontur der Protoplasten gedrängt. Einige wölben sich auch schon auf den plasmolysierten Protoplasten vor. Auch hier sind die länglichen Zellen schwächer plasmolysiert als die übrigen.

Blüte (halbwelk: die Blütenblätter sind zum größten Teil schon glasig durchscheinend und an den Rändern schon etwas eingerollt): Die Mehrzahl der Zellen ist farblos. Von den violetten Zellen sind die meisten noch konvex plasmolysiert und zeigen deutlich sichtbare Kerne. Die übrigen Zellen zeigen Tonoplastenstadien. Das aufsitzende Plasma hat noch scharfe Umrisse; bisweilen ist aber schon vakuolige Degeneration desselben zu bemerken. Die Kerne liegen in diesem Plasma und zeigen feinkörnige Struktur; oft sitzen sie aber auch schon außen am Protoplasten auf.

Blüte (welk; die Blütenblätter fast gänzlich eingerollt und verflossen): Fast alle Zellen sind farblos und unplasmolysiert. Einige der gebuchteten Zellen zeigen noch Plasmolyse. Der Zellinhalt hat aber keine scharfen konvexen Außenkonturen mehr; es handelt sich anscheinend um Tonoplaste, auf denen die Reste des veränderten Plasmas und die runden großen Kerne warzenförmig aufsitzen. Die länglichen Zellen zeigen oft noch lebende violette Protoplasten.

Daraus ist zu ersehen, daß offenbar während des Abwelkens eine Viskositätsänderung des Plasmas eintritt. Sicherlich stirbt aber das Plasma schon ab, während der Tonoplast noch intakt ist, und da für diesen das Anthocyan impermeabel ist, sind diese Zellinhalte noch gefärbt. Erst nach dem Absterben des Tonoplasten tritt der Zellsaft aus und in die Interzellularen ein, so daß die Blütenblätter ein eigenartig glasig durchsichtiges Aussehen erlangen. Welche Rolle dabei die Zellmembran spielt, ist bis jetzt noch nicht untersucht; jedenfalls werden die Zellwände der Epidermis nicht aufgelöst, sie verlieren aber ihre Straffheit und erscheinen welligfaltig.

Es war nun auch von Interesse, zu wissen, wie rasch die Zahl der toten Zellen von der Knospe bis zur verwelkten Blüte zunimmt. Es wurde eine Reihe von Schnitten ein und derselben Blüte im Laufe des Verblühens untersucht. Sie wurden mit 0,8 Mol Traubenzucker plasmolysiert und es wurden sodann in einem Quadrat von 150 Mikron Seitenlänge

Tabelle 1

	Plasmolysierte gefärbte Zellen	Unplasmolysierte entfärbte Zellen	Summe der gezählten Zellen
Knospe	132	2	134
Blüte (aufbrechend)	123	7	130
„ (1 Tag alt)	105	25	130
„ (2 Tage alt)	72	59	131
„ (3 „ „)	4	128	132

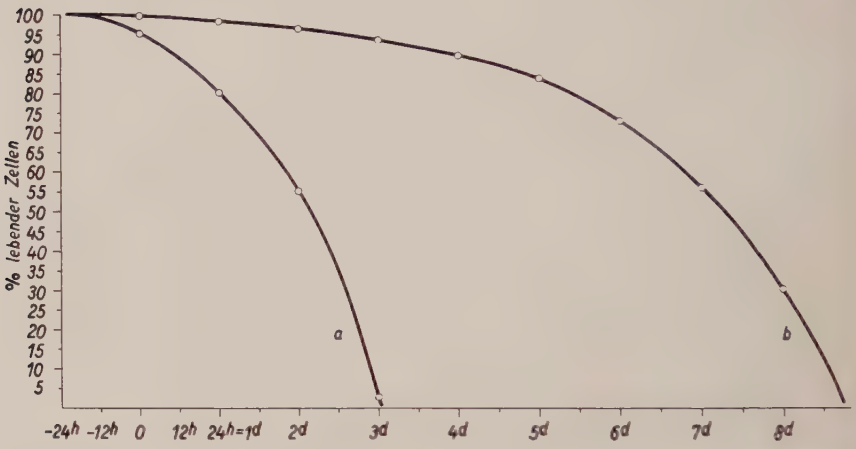


Abb. 3. Absterbekurve der Blütenblattzellen. *a Iris germanica*, *b Gladiolus gandavensis hybridus*. Abszisse: -24^h bis 0 Knospenstadium, 0 Zeitpunkt des Aufblühens. Ordinate: Lebende Zellen in Prozenten der Gesamtzahl

die plasmolysierten violetten und unplasmolysierten entfärbten Zellen ausgezählt und in Prozenten der Gesamtzahl ausgedrückt (Tab. 1). Es zeigte sich, daß in einer Knospe 24 Stunden vor dem Aufblühen noch alle Zellen leben, d. h. violett und plasmolysierbar sind. Sehr interessant ist, daß beim Aufblühen nur mehr $95^0{}_0$ der Zellen leben. Die Zahl sinkt am ersten Tag auf $80^0{}_0$ lebender Zellen herab, während an der Blüte makroskopisch noch keinerlei Anzeichen des Welkwerdens zu sehen ist. Am zweiten Tag nimmt die Zahl der lebenden Zellen rasch bis zu $55^0{}_0$ ab; nun bemerkt man aber auch schon an einigen Stellen der Blüte, besonders an den Rändern des Endlappens ein eigenartig glasig durchscheinendes Aussehen; gerade hier sind die meisten toten Zellen zu finden. Am dritten Tag, während sich die Blüte einrollt, nimmt die Zahl der lebenden Zellen sehr rasch ab. Mittags wurden noch $35^0{}_0$ lebender Zellen gefunden, abends nur mehr $3^0{}_0$ (Abb. 3*a*). Diese $3^0{}_0$ sind überdies fast ausschließlich die länglichen Zellen an den Hauptnerven und an der Basis der Blütenblätter. In diesem Stadium sind die Nägel der Lippen

schon ziemlich steil aufgerichtet und die Endlappen gänzlich zusammengerollt.

Die unregelmäßig gebuchteten Zellen sterben früher ab als die länglichen Zellen. Wahrscheinlich ist dies darauf zurückzuführen, daß die langgestreckten Zellen die zuletzt angelegten, d. h. die jüngsten und deshalb die widerstandsfähigsten sind. Anderseits ist die Zahl der toten Zellen an den Rändern größer als gegen die Basis zu.

Während dieser Untersuchungen fiel auf, daß die Zellen der älteren Blütenblätter in 0,8 Mol Traubenzucker früher plasmolysiert waren als die der Knospen und jüngeren Blütenblätter. Dies ließ auf Abnahme des osmotischen Wertes oder Erhöhung der Permeabilität für Traubenzucker schließen. Es wurden nun für verschiedene *Iris*-Arten die osmotischen Werte von der Knospe bis zur verwelkten Blüte verfolgt.

Es zeigte sich von der Knospe bis zum Abwelken der Blüte eine deutliche Abnahme der osmotischen Werte. Schon in der Knospe beginnt ungefähr 12 Stunden vor dem Aufbrechen der osmotische Wert abzunehmen und im Augenblick des Aufblühens ist dieser schon deutlich kleiner als er in der Knospe war. Während der ersten beiden Tage nach dem Erblühen nehmen die osmotischen Werte sehr rasch ab und erst am dritten Tag wird die Abnahme etwas geringer. (Die Messung der osmotischen Werte, wie auch später die Bestimmung der Permeabilität wurde wegen der unregelmäßigen Formen der Zellen auf grenzplasmolytische Weise durchgeführt.)

Iris variegata hat z. B. in der Knospe 24 Stunden vor dem Aufblühen einen osmotischen Wert von 0,65 Mol Traubenzucker. Beim Aufblühen ist dieser schon auf 0,58 Mol herabgesunken. Einen Tag nach dem Aufblühen zeigt sie einen Wert von 0,42 Mol, am zweiten Tag schon nur mehr 0,32 Mol, während die Abnahme im Laufe des dritten Tages nur mehr bis 0,28 Mol ging (Abb. 4*b*, Tab. 2). (Weitere Senkung der Werte konnte nicht eintreten, da keine lebenden Zellen mehr vorhanden waren.)

Tabelle 2. *Iris variegata*

	Mol Traubenzucker										
	0,2	0,25	0,3	0,35	0,4	0,45	0,5	0,55	0,6	0,65	0,7
Knospe	—	—	—	—	—	—	—	—	—	±	+
Blüte (aufbrech.) .	—	—	—	—	—	—	—	∓	±	+	+
„ (1 Tag alt) .	—	—	—	—	∓	±	+	+	+	+	+
„ (2 Tage alt)	—	—	∓	±	+	+	+	+	+	+	+
„ (3 „ „)	—	∓	±	+	+	+	+	+	+	+	+

Bei den übrigen untersuchten Arten zeigt sich auch ein ähnlicher Verlauf der Abnahme der osmotischen Werte, nur das Absinken in der Knospe ist schon etwas geringer und auch die Unterschiede zwischen

den ersten beiden Tagen sind nicht mehr so stark wie bei *Iris variegata* (Abb. 4*a*, *c*).

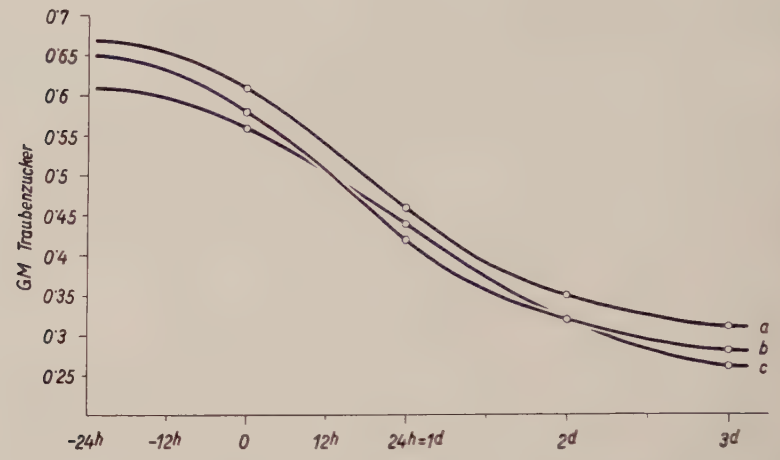


Abb. 4. Absinken der osmotischen Werte bei verfließenden *Iris*-Arten. *a Iris bohemica*, *b Iris variegata*, *c Iris sambucina*. Abszisse: Zeit in Tagen. Ordinate: Osmotische Werte in Grammolekül (GM) Traubenzucker

Auch die osmotischen Werte der unterschiedlichen Zellformen sind verschieden. Die länglichen Zellen zeigen gewöhnlich in allen Altersstufen einen um 0,05 Mol Traubenzucker höheren osmotischen Wert als die gebuchteten. Die Übergangszellen zwischen diesen beiden sind gewöhnlich in ihren osmotischen Werten auch um 0.02 Mol bis 0.03 Mol Traubenzucker höher als die gebuchteten Zellen. Es besteht also ein geringes osmotisches Gefälle von den Rändern des Endlappens zur Mitte und zur Basis.

Für Traubenzucker wurde keine Permeabilitätserhöhung gefunden. Man kann einen mit Traubenzucker plasmolysierten Schnitt einige Tage im Plasmolytikum liegen lassen, ohne daß ein merklicher Rückgang des Plasmolysegrades eintritt. Bei den älteren Blüten tritt eine geringe Schädigung der Zellen auf, es sterben einige während des Versuches ab.

Ganz anders verhält es sich mit Harnstoff. Für diesen tritt eine starke Erhöhung der Permeabilität während des Abwelkens auf. Es sei hier das Ergebnis für eine frische und eine abgewelkte Blüte von *Iris sambucina* angeführt:

Frische Blüte (0,59 Mol Harnstoff): Nach einer Stunde ist Endplasmolyse erreicht. Die Deplasmolyse beginnt zuerst langsam, während der ersten 15 Minuten, um immer rascher fortzuschreiten. Nach ungefähr 45 Minuten sind alle Zellen vollständig deplasmolysiert. 25 bis 30% der Zellen sind im Laufe der Plasmolyse und Deplasmolyse zu-

grunde gegangen, das Plasma koaguliert und der violette Zellsaft ist ausgeflossen.

Welke Blüte (0,33 Mol Harnstoff): Endplasmolyse nach ungefähr 30 Minuten. Die vollständige Deplasmolyse ist schon nach weiteren 15 Minuten erreicht. Die Zahl der geschädigten und toten Zellen beträgt 70 bis 75%. Läßt man den Schnitt weiter in der Lösung, so nimmt die Schädigung rasch zu und nach ungefähr 2 Stunden sind überhaupt keine lebenden Zellen mehr vorhanden.

Aber nicht nur je älter die Blüte wird, desto höhere Permeabilität zeigt sich, sondern auch in den einzelnen Altersstufen selbst erhöht sich die Harnstoffpermeabilität ziemlich stark (Tab. 3).

Tabelle 3. *Iris pallida* (eingedrungener Harnstoff)

	Mol Harnstoff		
	5′	10′	15′
Frische Blüte .	0,01	0,03	0,08
Welke Blüte ..	0,02	0,06	0,12

Daraus ist wohl leicht zu verstehen, daß Harnstoff sehr stark schädigend auf die Blütenzellen wirkt. In 0,7 Mol Harnstoff sind Knospenzellen nach 15 Stunden alle tot, Zellen von frischen Blüten nach 6 Stunden und Zellen von welken Blüten schon nach 2 Stunden. Legt man Schnitte einer frischen Blüte von *Iris pallida* gleichzeitig in 0,9 Mol Traubenzucker und 1,0 Mol Harnstoff, so zeigt sich, daß nach 5 Stunden in Harnstoff alle Zellen tot sind, während in Traubenzucker noch alle Zellen plasmolysiert und lebend sind.

Wie schon früher erwähnt, wurden im Laufe der Untersuchungen auch *Iris*-Arten gefunden, deren Blumenblätter nicht wie bei *I. germanica* beim Abblühen verfließen und dabei einen Saft abtropfen lassen, sondern deren Blumenblätter sich einrollen und vertrocknen.

Bei den zellphysiologischen Untersuchungen ergaben sich aber keinerlei grundlegende Unterschiede zwischen beiden Gruppen. Man findet, genau wie bei den Arten der ersten Gruppe, ein Absinken der osmotischen Werte von der Knospe bis zur verwelkten Blüte, keine Permeabilität für Traubenzucker und auch erhöhte Harnstoffpermeabilität im Laufe des Abwelkens. In einem unterscheiden sie sich aber wesentlich von den ersteren Arten. Sie zeigen nämlich eigenartige Inhaltskörper, die oft farbstoffführend sind. Auf diese will ich später genauer eingehen, während im nachfolgenden nun einige zellphysiologische Ergebnisse an Arten dieser zweiten Gruppe beschrieben werden sollen.

Die Abnahme des osmotischen Wertes nimmt ungefähr denselben Verlauf wie bei der ersten Gruppe. Erstes Absinken schon in der Knospe, aber nicht so stark wie bei den verfließenden Formen. Dann rasche Abnahme während der ersten beiden Tage und langsamere während des dritten Tages. *Iris Monnieri* zeigt in der Knospe 24 Stunden vor dem

Aufblühen einen osmotischen Wert von 0,56 Mol Traubenzucker. Während des Aufblühens ist der Wert 0,52 Mol. im Laufe des ersten Tages sinkt er auf 0,42 Mol, am zweiten Tag auf 0,32 Mol und am dritten bis auf 0,27 Mol Traubenzucker. Es konnte auch noch zu Mittag des vierten Tages ein Wert gemessen werden und dieser betrug 0,26 Mol Traubenzucker (Abb. 5*c*, Tab. 4).

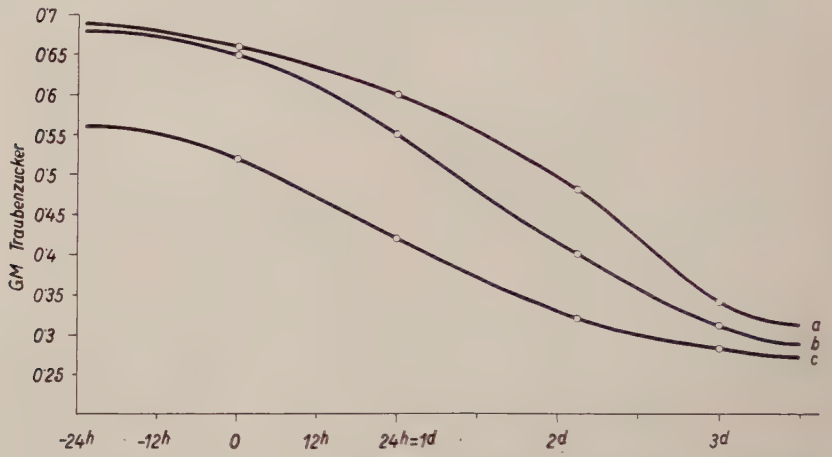


Abb. 5. Absinken der osmotischen Werte bei vertrocknenden *Iris*-Arten. *a Iris nepalensis, b Iris notha, c Iris Monnieri*

Tabelle 4. *Iris Monnieri*

	Mol Traubenzucker									
	0,2	0,25	0,3	0,35	0,4	0,45	0,5	0,55	0,6	0,65
Knospe	—	—	—	—	—	—	—	±	+	+
Blüte (aufbrechend) ..	—	—	—	—	—	—	∓	±	+	+
„ (1 Tag alt).....	—	—	—	—	∓	±	+	+	+	+
„ (2 Tage alt)....	—	—	∓	±	+	+	+	+	+	+
„ (3 „ „)....	—	∓	±	+	+	+	+	+	+	+
„ (4 „ „)....	—	±	+	+	+	+	+	+	+	+

Für *Iris notha* und *I. nepalensis* wurden ebenfalls die osmotischen Werte gemessen. Bei beiden Arten zeigen die Knospenzellen einen bedeutend höheren osmotischen Wert als bei *I. Monnieri* (nämlich *I. notha*: 0,68 Mol und *I. nepalensis*: 0,69 Mol Traubenzucker). Auch das Absinken bis zum Aufbrechen der Blüte ist geringer. Die weitere Abnahme erfolgt für *I. notha* im Laufe des zweiten Tages am schnellsten (0,15 Mol), während die Werte am ersten (0,1 Mol) und am dritten Tag (0,09 Mol) langsamer zurückgehen (Abb. 5*b*). *I. nepalensis* zeigt einen ganz anderen Verlauf. Die Abnahme ist am ersten Tag am schwächsten, sie beträgt nur 0,06 Mol,

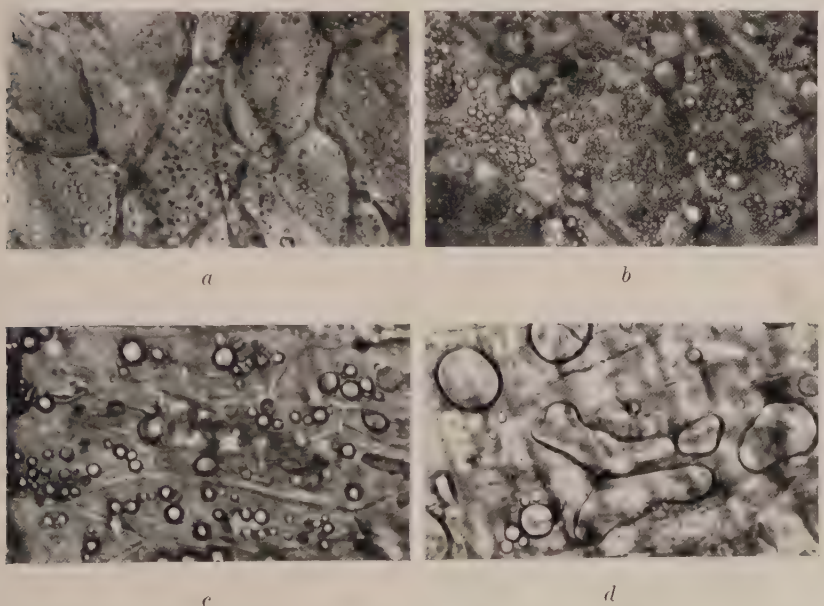
am zweiten schon bedeutend stärker (0,12 Mol) und am dritten Tag zeigt sich ein Absinken um 0,14 Mol Traubenzucker (Abb. 5*a*).

Harnstoff wirkt genau so wie bei der ersten Gruppe schädigend und permeabilitätserhöhend. Die Schädigung ist aber nicht so stark wie bei den verfließenden Formen. Nach 10 Stunden waren bei frischen Blüten von *Iris Monnieri* nur 20% bei *I. notha* 40% der Zellen tot, während in derselben Zeit bei *I. sambucina* (verfließende Art) keine lebenden Zellen mehr zu sehen waren. Die Permeabilität scheint hier aber etwas stärker erhöht zu sein (Tab. 5).

Tabelle 5. *Iris Monnieri*

	Plasmolyse	Deplasmolyse
	nach	nach weiteren
Knospe	40′	30′
Blüte (frisch)..	25′	15′
„ (welk) ..	10′	5′

Schließlich wurden noch die schon früher erwähnten, bei diesen Arten so zahlreich vorkommenden Inhaltskörper der Epidermiszellen an *Iris*



a *b* *c* *d*

Abb. 6. Inhaltskörper der Zellen von *Iris Monnieri* und *Iris nepalensis*. *a* Knospenzellen, *b* frische Blütenzellen (1. Tag), *c* halbwelke Blütenzellen (2. Tag), *d* tote Blütenzellen (3. Tag).

Monnieri und *I. nepalensis* genauer untersucht. Während sie bei *I. Monnieri* gelbe Farbe zeigen, — die Blüten dieser Art sind gelb —, waren sie

bei *I. nepalensis* farblos, — die Blüten dieser Art sind farblos. In den verschiedenen Altersstufen zeigten sich ganz unterschiedliche Bilder dieser Inhaltskörper. In den Knospenzellen sind diese Gebilde sehr zahlreich vorhanden und füllen die ganze Zelle aus. Sie sind klein, von eckiger bis runder Gestalt und wenig stark lichtbrechend (Abb. 6*a*). In den jüngeren Blütenzellen schließen sie sich zu größeren Einheiten zusammen, indem sich die einzelnen Körnchen aneinander abplatten (Abb. 6*b*). Im Laufe des zweiten Tages sind alle Gebilde kugelig geworden und sehr stark lichtbrechend. Die früher beschriebenen zusammengesetzten Einheiten wurden zu großen und die Einzelgebilde zu kleineren Kugeln (Abb. 6*c*).

Legt man alle die bis jetzt beschriebenen Zellen in ein Plasmolytikum, so lassen diese sich plasmolysieren. Betrachtet man Schnitte einer abgewelkten Blüte, so sind die stark lichtbrechenden Inhaltskörper eigenartig verändert. Sie haben ihre kugelige Gestalt verloren und zeigen unregelmäßig verflossene Formen, die bisweilen sogar pseudopodienartige Anhänge besitzen können. Versucht man solche Zellen zu plasmolysieren, so gelingt dies nicht mehr (Abb. 6*d*). Es dürfte sich bei diesem Verfließen offenbar um eine postmortale Erscheinung handeln.

Es wurde nun an Schnitten verschieden alter Blumenblätter von *Iris Monnieri* und *I. nepalensis* das mikrochemische Verhalten jener Gebilde untersucht:

Sudan III und Scharlachrot: Alle Inhaltskörper deutlich rot gefärbt.
Alkohol: Inhaltskörper bis auf ganz geringe korrodierte Reste vollständig aufgelöst.
Konz. Essigsäure: Inhaltskörper bis auf geringe Reste aufgelöst.
Chloroform: Inhaltskörper bis auf geringe Reste aufgelöst; in jungen Blüten noch einige vollständig erhalten.
Anilin: Inhaltskörper restlos aufgelöst.
Aceton: Geringe Reste von Inhaltskörpern noch vorhanden.
Pyridin: Korrodierte Reste von Inhaltskörpern noch vorhanden.
Petroläther: Inhaltskörper zum Großteil noch vorhanden, meist zu größeren Kugeln zusammengeflossen; in jungen Blüten noch viele kleine Kügelchen.
Benzol: Inhaltskörper noch sehr zahlreich vorhanden.
Äther: Inhaltskörper nur noch in jungen Blüten in größerer Anzahl vorhanden.
Xylol: Inhaltskörper vorhanden, besonders in jungen Blüten zu größeren kugeligen oder formlosen Gebilden zusammengeflossen.
Glyzerin: In jungen Blüten zahlreiche kleine kugelige oder größere unregelmäßige Inhaltskörper; in den älteren Blüten große, unregelmäßige, fädige Auswüchse bildende Inhaltskörper. Kurzes Aufkochen mit Glyzerin ruft keine Änderungen hervor, nur sind dann in den jungen Blüten die kleinen Kügelchen oft zu Ketten aneinandergereiht.
Alkoholische Brillant-Cresylblaulösung: Nach ungefähr 20' haben in den Randzonen 5—10% der kleinen Kügelchen die Farbe gespeichert. Die großen Kugeln und unregelmäßigen Gebilde speichern auch nach längerer Einwirkungszeit der Lösung die Farbe nicht.

Mit Jodjodkali geben diese Inhaltskörper eine gelbe bis gelbbraune Farbe; setzt man nun konz. Schwefelsäure dazu, so wird diese Farbe rasch rotbraun. (Die gelbgefärbten Inhaltskörper von *Iris Monnieri* geben mit Jodjodkali eine tief saftgrüne Färbung; bei Zusatz von konz. Schwefelsäure wird diese dunkelrotbraun.)

Führt man den Versuch mit Digitoninlösung aus, wie ihn Brunswik (1922) beschreibt, so zeigen sich genau die gleichen nadelförmigen Kristalle in scheibenförmiger Anordnung wie er sie beobachtet hat.

Die *Gladiolus*-Blüte und ihr Abblühvorgang

Um die eigenartigen, beim Verblühen von *Iris* beobachteten Erscheinungen stärker hervorzuheben, wurde noch ein anderes Objekt aus der näheren Verwandtschaft, aber mit normalerem und länger andauerndem Abblühprozeß, untersucht. Als Versuchspflanze wurde *Gladiolus gandavensis hybridus* hort. verwendet.

Die sechs Blütenblätter von *Gladiolus* bilden in ihrem unteren Teil eine enge Perigonröhre, die dann in einen trichterförmigen oberen Teil übergeht. An der Übergangsstelle ist die Büte ziemlich stark gebogen, so daß die drei unteren Perigonblätter, die zu einer Art Labellum ausgebildet sind (Buxbaum), fast horizontal stehen und dadurch der ganzen Blüte ein zygomorphes Aussehen geben. Diese drei unteren Perigonabschnitte sind auch etwas länger und schmäler als die übrigen und besitzen ein dunkler gefärbtes Saftmal, das ungefähr die Mitte jedes Blütenblattes einnimmt und von einem gelben Saum umgeben ist. Das diesen Abschnitten gegenüberliegende Blütenblatt ist gaumenartig gewölbt, größer als alle übrigen Perigonabschnitte und zu einer Art Oberlippe umgestaltet (Buxbaum). Die beiden seitlichen Blütenblätter haben mittlere Größe. Alle Perigonabschnitte sind stumpf verkehrt eiförmig, ihre Ränder greifen übereinander und ihre freien Enden sind etwas rückgeschlagen. Der Griffel ist lang, gebogen und teilt sich am Ende in drei kurze, lappenförmige Narbenäste. Die drei Staubblätter liegen dicht nebeneinander unter dem Griffel knapp unterhalb der Oberlippe. An *Gladiolus* lassen sich zwei verschiedene Blütendiagramme aufstellen je nach der Verteilung der inneren und äußeren Perigonabschnitte auf die einzelnen Blütenteile.

Der Abblühvorgang bei *Gladiolus* ist viel langsamer als bei *Iris*. Erst ungefähr am fünften Tag nach dem Aufblühen zeigen sich die ersten Zeichen des Welkwerdens. Die drei untersten Perigonabschnitte verlieren ihre Rückkrümmung, werden schlaff und klappen gegen die noch turgeszenten Seitenblätter und Oberlippe. Das Welken beginnt immer von den Rändern her. Am nächsten Tag zeigen auch schon die Seitenblätter Verlust der Rückkrümmung und Schlaffwerden, während die Oberlippe noch verhältnismäßig stark turgeszent ist. Am siebenten Tag sind schon alle Blütenblätter schlaff, zusammengeklappt, und die ganze

Blüte ist überhängend geworden. Ein vollständiges Einrollen der ganzen Blütenblätter wie bei *Iris* wurde nicht beobachtet, sondern nur die Ränder zeigen eine ganz schwache Einrollung. Diese Stellen sind auch meist schon vertrocknet. Die ganze Blüte macht einen verrunzelten Eindruck. Am achten Tage ist die welke Blüte oft schon so stark überhängend, daß ihre Spitze unter der Höhe der Basis liegt. Der Vertrocknungsprozeß schreitet nun rasch von der Spitze zur Basis vor. Beim Berühren rascheln die Blütenblätter an den Enden schon, während sie sich am Grunde noch etwas feucht anfühlen. Am neunten bis zehnten Tag ist die Blüte meist schon strohtrocken. Diese trockenen Blüten sind aber nicht farblos, sondern zeigen besonders an der Spitze eine lebhaft rote Färbung. Während des ganzen Abblühvorgangs wurde keinerlei Austritt, weder eines gefärbten noch eines ungefärbten Saftes beobachtet.

Der anatomische Bau der *Gladiolus*-Blütenblätter stimmt im wesentlichen mit dem der *Iris*-Blütenblätter überein. Wir finden wieder die gebuchteten, die länglichen und die Übergangszellen; desgleichen erscheint auch das Anthocyan genau so homogen im Zellsaft verteilt, nur war es bei den untersuchten *Gladiolus*-Blüten stets von roter Farbe. Ein Querschnitt durch ein Blütenblatt zeigt gleichfalls die oberen und die unteren Epidermiszellen mit verschieden großen Papillen ausgestattet und zwischen beiden ein mehrschichtiges Mesophyll. Der gefärbte Zellsaft ist nur in den Epidermiszellen vorhanden. Inhaltskörper wie bei einigen *Iris*-Arten konnten an *Gladiolus* nicht beobachtet werden.

Zellphysiologische und zytologische Untersuchungen

Als erstes wurde nun auf die gleiche Weise wie bei *Iris* die perzentuelle Zunahme der toten Zellen während des Verblühens untersucht. Es ergaben sich dabei etliche Unterschiede gegenüber *Iris*. Bei *Gladiolus* sind beim Aufblühen nur ganz wenige Zellen tot (Abb. 3*b*, Tab. 6). Weiter nimmt die Zahl der toten Zellen nur ganz langsam zu. Am ersten Tag nach dem Aufblühen wurden 2% toter Zellen gezählt und die folgenden Tage zeigten, wie aus der Kurve ersichtlich ist, 4% bzw. 7% und 11%. Wenn sich die ersten Zeichen des Welkwerdens an der Blüte zeigen, also am fünften Tag, sind erst ungefähr 17% der Zellen abgestorben und diese hauptsächlich an den Rändern, denn bei *Gladiolus* treten genau wie bei *Iris* auch hier die ersten toten Zellen auf. Nun beginnt mit dem Fortschreiten des Welkprozesses auch die Zahl der toten Zellen rascher zuzunehmen. Am sechsten Tag sind 28%, am siebenten 45%, am achten 70% der Zellen tot. Die letzte, am Abend des neunten Tages vorgenommene Messung ergab noch ungefähr 6% lebender Zellen. Am zehnten Tag wurde keine lebende Zelle mehr gefunden; zu diesem Zeitpunkt ist die Blüte schon gänzlich vertrocknet.

Tabelle 6

	Plasmolysierte gefärbte Zellen	Unplasmolysierte entfärbte Zellen	Summe der gezählten Zellen
Knospe	234	1	235
Blüte (aufbrechend)	238	2	240
„ (1 Tag alt)	237	5	242
„ (2 Tage alt)	231	9	240
„ (3 „ „)	221	17	238
„ (4 „ „)	216	27	243
„ (5 „ „)	200	42	242
„ (6 „ „)	173	67	240
„ (7 „ „)	142	99	241
„ (8 „ „)	72	166	238
„ (9. Tag abends)	13	226	239

Diese langsame Sterblichkeit der Zellen, die sich auch auf einen bedeutend längeren Zeitraum ausdehnt, bedingt ein anderes Verhalten des Zellsaftes bei *Gladiolus* als bei *Iris*. Er infiltriert die Interzellularen, wenn überhaupt, nicht in so starkem Maße und tropft daher auch nicht ab. Nach Absterben des Plasmas und Freiwerden des anthocyanhaltigen Zellsaftes scheint eine Eindickung desselben infolge Verdunstung vor sich zu gehen. Dieser eingedickte rote Zellsaft lagert sich nun in den Papillen der Epidermiszellen ab und verleiht dadurch auch noch der trockenen Blüte ein färbiges Aussehen.

Folgende Versuche veranlaßten obige Annahme: Schnitte rot gefärbter Teile einer trockenen Blüte wurden mit Paraffinöl und destilliertem Wasser infiltriert. In den mit Paraffinöl infiltrierten Schnitten zeigte sich, sowohl in Aufsicht als auch in Seitenansicht, in den Epidermispapillen ein intensivrotes Gebilde, das dieselben vollständig erfüllte. In den mit Wasser infiltrierten Schnitten konnten zwar die gleichen Gebilde beobachtet werden, doch wurden diese bald langsam farbloser und verschwanden schließlich vollständig. Nach einiger Zeit konnte in keiner Zelle mehr ein derartiges Gebilde gesehen werden, dafür waren aber das Wasser und der darin befindliche Schnitt leicht rosa gefärbt. Diese roten Gebilde — der eingedickte Zellsaft — haben sich wieder verflüssigt, was sie natürlich nur in Wasser, nicht aber in Paraffinöl konnten, und waren so imstande, aus den Zellen auszutreten. Weiters wurden Schnitte untersucht, deren Zellen zum Teil schon tot waren, während die anderen noch lebten. Diese Schnitte wurden nun mit destilliertem Wasser, Paraffinöl und Glyzerin infiltriert.

In den mit Wasser infiltrierten Schnitten waren die toten Zellen bald farblos, infolge Auflösung der Zellsaftballen, während die lebenden Zellen homogen gefärbt erschienen. Die Paraffinölschnitte zeigten in den Papillen der toten Zellen die schon früher erwähnten intensivroten Zellsaftgebilde,

während die lebenden Zellen zur Gänze, aber etwas schwächer, rot gefärbt waren. In den mit Glyzerin infiltrierten Schnitten wurden, wie in Paraffinöl, dieselben roten Gebilde an der Papillenstelle der toten Zelle gefunden, während die lebenden Zellen Konkav- bis Krampfplasmolyse aufwiesen. Die Beobachtung der toten Epidermiszellen samt Papillen in Seitenansicht zeigte desgleichen deutlich die Auflösung der roten Zellsaftballen im Wasser, während sie in Paraffinöl und Glyzerin unverändert erhalten blieben und die Papille vollständig erfüllten. Die lebenden Zellen dagegen zeigten in Wasser und Paraffinöl eine vollständige Erfüllung der Epidermiszelle samt Papille mit rotem Zellsaft, während in Glyzerin auch in der Seitenansicht die verschiedensten Plasmaabhebungen und Plasmolyseformen bis zur Konvexplasmolyse verfolgt werden konnten. Man kann daher wohl annehmen, daß es sich bei diesen roten Ballen in den Papillen

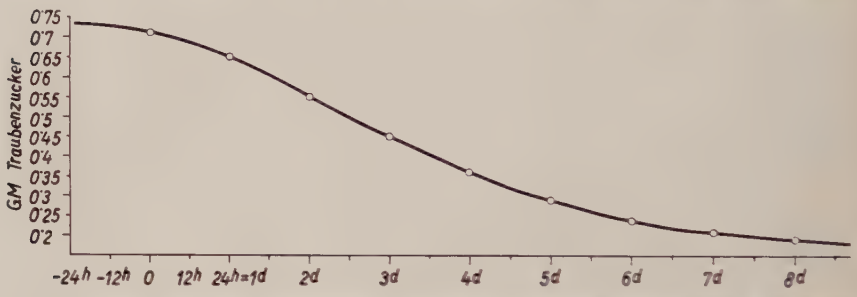


Abb. 7. Absinken der osmotischen Werte bei *Gladiolus gandavensis hybridus*

der toten Zellen um tote unplasmolysierbare Gebilde handelt: sie sind höchstwahrscheinlich aus dem anthocyanhaltigen Zellsaft durch Verdunstung entstanden.

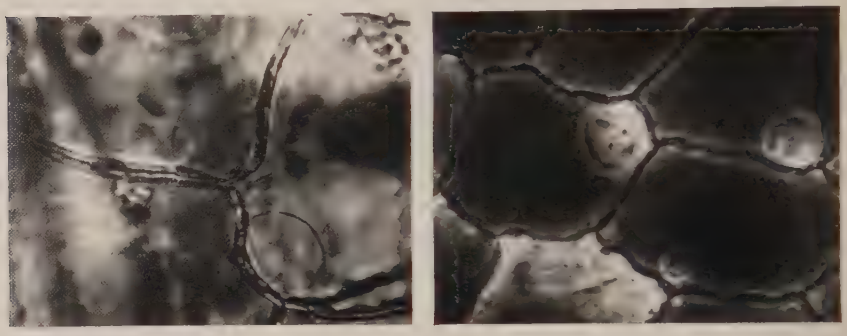
Die Untersuchungen der osmotischen Werte bei *Gladiolus* ergaben genau so wie bei *Iris* ein Absinken derselben im Laufe des Verblühens (Abb. 7). Der Wertverlust beim Aufblühen ist nur sehr gering und beträgt 0,02 Mol Traubenzucker. Durch Vergleich der Sterblichkeitskurve (Abb. 3 *b*) mit der osmotischen Wertkurve (Abb. 7) ergibt sich die interessante Tatsache, daß der Verlauf beider Kurven nicht gleichsinnig ist. In den ersten fünf Tagen, während die Zellen nur langsam absterben, sinken die osmotischen Werte sehr rasch von 0,71 Mol bis auf 0,29 Mol Traubenzucker. In den folgenden Tagen, wenn die Zahl der toten Zellen sehr rasch zunimmt, ist nur eine geringe weitere Abnahme der osmotischen Werte von 0,29 Mol auf 0,18 Mol Traubenzucker zu vermerken. Die rascheste Abnahme zeigt sich zwischen dem ersten und dem vierten Tag, wo die Werte täglich um 0,1 Mol Traubenzucker sinken. Der erste Tag selbst zeigt eine Abnahme von 0,06 Mol und der vierte um 0,09 Mol Traubenzucker. Am fünften Tag nimmt der osmotische Wert um 0,07 Mol, am sechs-

ten um 0,03 Mol, am siebenten um 0,02 Mol und am achten Tag um 0,01 Mol Traubenzucker ab.

Im Laufe dieser zellphysiologischen Untersuchungen konnten verschiedene interessante cytologische Beobachtungen gemacht werden, die nun im nachfolgenden kurz erwähnt werden sollen. Infiltriert man Schnitte älterer Blütenblätter mit destilliertem Wasser oder mit Leitungswasser, so zeigt ein Großteil der Zellen nach wenigen Minuten schon Spontankontraktion der Vakuolen; derartiges konnte dagegen an jungen Blüten nicht beobachtet werden. Es dürfte sich daher hier wie bei den Versuchen Webers (1930) an *Thea japonica* um eine „Alterserscheinung" der Blütenzellen handeln. Auch in Paraffinöl wurde diese spontane Vakuolenkontraktion beobachtet, so daß sie also schon in der Zelle vorhanden war und nicht erst durch das Wasser ausgelöst wurde wie in den *Ligustrum*-Versuchen von Henner (1934). Dieser gibt auch bei *Ligustrum* einen bedeutend niedrigeren osmotischen Wert der Zellen mit Vakuolenkontraktion an. Zusammenfassend sagt er: „Der Vorgang der Spontankontraktion ist also hier verbunden mit einer bedeutenden Senkung des osmotischen Werts". Diese Tatsache bestätigt nun auch Hartmair (1937) in einer Mitteilung über Vakuolenkontraktion bei *Allium*. Da nun auch bei den alten Blüten von *Gladiolus* der osmotische Wert gegenüber den frischen Blüten sehr stark vermindert ist (s. Abb. 7), so hängt dieses Absinken vielleicht mit dem Auftreten der spontanen Vakuolenkontraktion bei den älteren Blüten irgendwie zusammen. Henner konnte bei seinen Untersuchungen an verschiedenen Blütenblattzellen zwei Typen der Kontraktion, nämlich eine „schwache" und eine „starke" Vakuolenkontraktion unterscheiden. An *Gladiolus* gelang es nun, oft sogar in einem Schnitt, beide Typen zu beobachten. Vom zweiten Typus waren nur immer ganz wenige Zellen vorhanden, aber nicht nur stets in der Nähe des Wundrandes, sondern meist sogar in der Mitte des Schnittes; doch gewöhnlich schienen die umgebenden Zellen irgendwie geschädigt oder waren sogar tot. Diese stark kontrahierten Zellen sterben nach einiger Zeit ab. Vom ersten Typus waren gewöhnlich die Hälfte der Zellen. Bei diesen wurde kein Absterben während längerer Zeit beobachtet. Es dürfte sich daher bei dieser „schwachen" Kontraktion wie bei *Thea japonica* um eine physiologische „Alterserscheinung" der Blütenblätter handeln, während die „starke" als eine „prämortale" Erscheinung aufzufassen wäre.

In den mit Wasser infiltrierten Schnitten von ungefähr zwei bis drei Tage alten Blüten von *Gladiolus* wurden in den Buchten der Zellen häufig Vakuolen beobachtet, die den Anschein erwecken, als ob in den Zellen eine konkave Vakuolenkontraktion vorhanden sei. Diese Vakuolen können verschieden groß sein und in größerer oder kleinerer Menge in einer Zelle vorkommen. Sie sind meist optisch leer bis auf Tröpfchen und Körnchen,

die sich immer in lebhafter BROWNscher Molekularbewegung (im folgenden kurz „B. M. B.") befinden. Diese Tröpfchen und Körnchen sind oft so groß, daß drei bis vier eine ganze Vakuole ausfüllen und einander bei ihrer B. M. B. hindern; anderseits können sich die ganz kleinen Körnchen wieder zu größeren Aggregaten zusammenschließen. In Knospen- und ganz jungen Blütenzellen konnten sie nicht entdeckt werden. Zuerst finden sie sich nur in wenigen Zellen, treten in geringer Anzahl auf und sind verhältnismäßig klein. Je älter die Blüte aber wird, desto häufiger treten sie auf und desto größer werden sie: sie können sogar so groß werden, daß eine solche Vakuole fast ein Drittel der ganzen Zelle einnimmt.



a *b*

Abb. 8. *Gladiolus gandavensis hybridus*. Blütenzellen mit „Cytoplasmavakuolen". *a* in doppelt destillierten Wasser, *b* in Neutralrot (1 : 1000). Cytoplasmavakuolen ungefärbt

Gewöhnlich befinden sich aber in jeder Zelle ein bis zwei größere und mehrere kleinere Vakuolen (Abb. 8*a*).

SCHARINGER (1936) beschreibt solch ähnliche Gebilde an *Delphinium cultorum* VOSS und bezeichnet sie als „intravakuoläre Cytoplasmakugeln": die darin in B. M. B. suspendierten Tröpfchen sind nach seinen Untersuchungen lipoide Öltröpfchen. Gleichartige Versuche zeigten, daß die bei *Gladiolus* gefundenen Vakuolen nicht identisch sind mit den von SCHARINGER beschriebenen „Cytoplasmakugeln". Bei Vitalfärbung mit Neutralrot (1 : 1000) und Methylenblau (1 : 10000) bleiben diese Vakuolen samt den darin in B. M. B. befindlichen Tröpfchen und Körnchen ungefärbt, während der Zellsaft deutlich die Farbstoffe speichert (Abb. 8*b*), genau wie bei *Delphinium cultorum* VOSS. Es sind demnach auch keine Zellsaftvakuolen, sondern „Cytoplasmavakuolen". Die Tröpfchen, Körnchen und Aggregate dagegen färben sich weder mit Sudan III noch mit Scharlachrot und sind auch in Alkohol nicht löslich. Es sind daher keine lipoiden Öltröpfchen, sondern „Mikrosomen", deren chemische Natur fraglich

bleibt. Um die Lage dieser „Cytoplasmavakuolen" in der Zelle festzustellen, wurden die Blütenblattschnitte mit 1,0 Mol Traubenzucker plasmolysiert. Nach einer Stunde zeigen alle lebenden Zellen kugelige plasmolysierte Protoplasten (Abb. 9); diese „Cytoplasmavakuolen" liegen nun in der auf dem „Tonoplasten" aufsitzenden Plasmahaube und sind daher nicht „intravakuolär" wie die „Cytoplasmakugeln" bei *Delphinium cultorum* Voss.

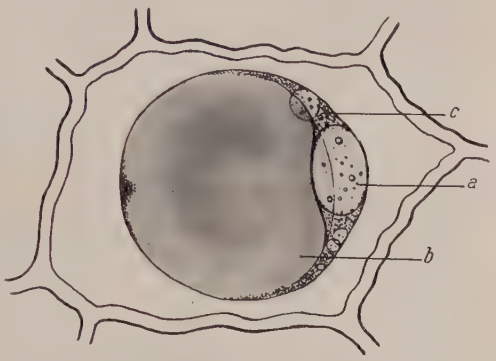


Abb. 9. *Gladiolus gandavensis hybridus.* Blütenzelle mit 1,0 Mol Traubenzucker plasmolysiert. *a* „Cytoplasmavakuole" mit „Mikrosomen" in Brownscher Molekularbewegung, *b* Zellsaftvakuole, *c* Plasma

Bei den Vitalfärbungsversuchen mit Methylenblau wurden in den Schnitten nach längerer Einwirkungsdauer des Farbstoffes im Mesophyll intensiv blau gefärbte, langgestreckte und anders als die umgebenden Zellen gestaltete Idioblasten beobachtet. Die übrigen Zellen der Epidermis und des Mesophylls waren dann schon abgestorben und farblos. In Knospen- und ganz jungen Blütenzellen konnten keine solche Idioblasten beobachtet werden. Mit zunehmendem Alter der Blüte wird auch die Zahl und Größe dieser Idioblasten bedeutend größer. Da die Vermutung vorlag, es könnte sich um Gerbstoffidioblasten handeln, wurden dementsprechende mikrochemische Untersuchungen (Molisch 1923) vorgenommen, die folgende Ergebnisse aufwiesen:

Methylenblau (1:10000): 20 Minuten nach der Infiltration beginnt die Blaufärbung der Idioblasten sichtbar zu werden; sie wird immer deutlicher, während die umgebenden Zellen ungefärbt bleiben.

1% Coffeinlösung: 5 Minuten nach der Infiltration zeigt sich nur in den Idioblasten ein feinkörniger Niederschlag, der immer gröber und dichter wird, bis die ganze Idioblastenzelle von einem grauen, dichten, einheitlich körnigen Niederschlag erfüllt ist.

Konz. KCr_2O_7: 10 Minuten nach der Infiltration bildet sich ein dichter, dunkelbrauner, körniger Niederschlag.

2n $FeCl_3$: 15 Minuten nach der Infiltration erscheinen die Idioblasten hellgelb gefärbt, während ihre Umgebung fast farblos ist; bald aber bildet sich ein lockerer, bräunlichgrüner, körniger Niederschlag.

Diese *Gladiolus*-Idioblasten dürften demnach wirklich Gerbstoffidioblasten sein, die ja in Blütenblättern häufig zu finden sind (Molisch).

Zusammenfassung

Die untersuchten *Iris*-Arten zeigen zwei verschiedene Abblühformen. Bei der einen Gruppe werden die Blumenblätter glasig durchscheinend infolge Infiltration der Interzellularen mit Zellsaft; dann rollen sie sich von den Rändern gegen die Mitte und Basis zu ein und lassen schließlich einen violetten Saft abtropfen. Die zweite Gruppe zeigt kein Durchscheinendwerden der Blumenblätter und keinen Saftaustritt; diese rollen sich nur korkzieherartig ein und vertrocknen schließlich.

Trotz der Verschiedenheit im Abblühen zeigen sich im zellphysiologischen Verhalten wesentliche Übereinstimmungen zwischen beiden Gruppen.

Das Absterben der Zellen tritt schon vor dem Aufblühen auf und nimmt im Verlaufe des Abwelkens rasch zu; insbesondere am dritten Tag gehen mehr als die Hälfte der Zellen zugrunde, und dies ist wohl auch der Grund für den raschen Verlauf des Abblühprozesses bei *Iris*.

Die osmotischen Werte zeigen eine charakteristische Abnahme von der Knospe bis zur verwelkten Blüte. Schon in der Knospe ist ein Absinken zu beobachten, das bei den Arten mit verfließenden Blütenblättern stärker ist als bei den anderen. Nun erfolgt gewöhnlich eine rasche Abnahme der osmotischen Werte im Laufe der ersten beiden Tage, während sie am dritten Tag bedeutend langsamer ist. Eine Ausnahme bildet *Iris nepalensis*, bei der langsame Abnahme der osmotischen Werte am ersten und schnellere am zweiten und dritten Tag beobachtet wurde.

Je älter die Blüte wird, desto höher ist die Harnstoffpermeabilität des Plasmas ihrer Zellen; aber auch für die einzelnen Altersstufen zeigt sich im Laufe der Versuche eine pathologische Erhöhung der Permeabilität für Harnstoff, die bei älteren Blüten größer ist als bei jungen. Harnstoff wirkt desgleichen sehr schädigend auf die Zellen, besonders bei den Arten der ersten Gruppe; je älter die Blüte, desto größer die Schädigung.

Die *Iris*-Arten mit nicht verfließenden Blütenblättern zeigen eigenartige Inhaltskörper, die entweder farblos oder farbstoffführend sind, stark lichtbrechend werden und in toten Zellen unregelmäßig zerflossene Formen annehmen.

Gladiolus zeigt eine länger dauernde Abblühfolge als *Iris*. Dabei verfließen und rollen sich die Blütenblätter nicht ein, sondern vertrocknen nur; sie verlieren aber auch nicht vollständig ihre Färbung. Dies ist dadurch bedingt, daß der Zellsaft nicht zur Gänze aus den Zellen austritt, sondern während des Vertrocknens sich in den Epidermispapillen ablagert.

Beim Aufblühen sind nur ganz wenige Zellen tot. Die Zahl der toten Zellen nimmt nur langsam zu und beschleunigt sich erst gegen Ende des Abblühprozesses.

Die osmotischen Werte zeigen wie bei *Iris* ein Absinken von der Knospe zur welken Blüte. Der Wertverlust in der Knospe ist nur sehr gering.

Die Zellen alter Blütenblätter zeigen bei *Gladiolus* eine „schwache" und eine „starke" Spontankontraktion der Vakuolen. Bei ersterer scheint es sich um eine wirkliche physiologische „Alterserscheinung" der Blütenzellen zu handeln, während letztere als „prämortale" Erscheinung gedeutet wurde. In Knospen- und jungen Blütenzellen wurde keine solche Spontankontraktion der Vakuolen beobachtet; diese dürfte daher wahrscheinlich irgendwie mit dem Absinken der osmotischen Werte in alten Blütenzellen zusammenhängen.

In den Epidermiszellen der *Gladiolus*-Blüte finden sich zahlreiche „Cytoplasmavakuolen", die verschieden große in Brownscher Molekularbewegung befindliche „Mikrosomen" enthalten. Je älter die Blüte, desto häufiger treten sie auf und desto größer werden ihre Ausmaße.

Im Mesophyll älterer *Gladiolus*-Blüten wurden Gerbstoffidioblasten beobachtet, die in jungen Blüten nicht zu finden waren.

Am meisten Interesse dürfte das Verfließen der *Iris*-Blüte beim Abblühen erwecken; daher sei noch einiges über diesen Abblühvorgang gesagt. Die Blütenblattzellen der *Iris*-Blüte sind wenig widerstandsfähig und sterben leicht und schnell ab; ihr Plasma geht nämlich bald zugrunde, denn es ist, sozusagen, von vornherein auf Kurzlebigkeit berechnet. Es ist daher auch selbstverständlich, daß sich insbesondere die Permeationseigenschaften in wenigen Tagen ändern werden. Der Tonoplast ist meist noch etwas widerstandsfähiger. Stirbt dieser aber auch ab, so tritt der anthocyanhältige Zellsaft aus, der durch den intakten Tonoplasten nicht permeieren konnte, und infiltriert die Interzellularen. Dies verleiht den Blütenblättern das glasig durchscheinende Aussehen, solange noch wenig Zellen absterben und daher nicht allzuviel Zellsaft austritt. Die Zellen setzen aber gleichzeitig auch ihre osmotischen Werte herab und verlieren ihren Turgor, was wieder die Einrollung der Perianthblätter bedingt. Diese findet von den Rändern her statt, weil hier nämlich zuerst die Zellen absterben; ein geringes osmotisches Gefälle besteht gegen die Mitte und Basis der Blütenblätter zu.

Im letzten Abschnitt des Verblühens tritt ein Massensterben von Zellen auf — im Laufe eines Tages stirbt mehr als die Hälfte der Zellen ab — und große Mengen von Zellsaft werden dadurch frei. Da dieser nun aber nicht zur Gänze von den Interzellularen aufgenommen werden kann, so ist die Folge davon ein „Zerfließen" der Blumenblätter und desgleichen auch ein Abtropfen der überschüssigen Zellsaftflüssigkeit.

Schriftenverzeichnis

Brunswik, H., 1922: Der mikrochemische Nachweis der Phytosterine und von Cholesterin als Digitoninsteride. Ztschr. wiss. Mikroskopie, **39**, 316.

Buxbaum, F., 1934: *Iridaceae.* In: Kirchner, Loew u. Schröter, Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas. Bd. 1, 3. Abt., S. 820. Stuttgart.

Chambers, R. u. Höfler, K., 1931: Micrurgical studies on the tonoplast of *Allium cepa.* Protoplasma, **12**, 338.

Diels, L., 1930: *Iridaceae.* In: Engler, A., Die natürlichen Pflanzenfamilien. 2. Aufl., **15**a.

Fitting, H., 1915: Untersuchungen über die Aufnahme von Salzen in die lebende Zelle. Jahrb. wiss. Bot., **56**, 1.

—, 1917: Untersuchungen über isotonische Koeffizienten und ihr Nutzen für Permeabilitätsbestimmungen. Jahrb. wiss. Bot., **57**, 553.

Gicklhorn, J. u. Weber, Fr., 1926: Über Vakuolenkontraktion und Plasmolyseform. Protoplasma, **1**, 427.

Hartmair, V., 1937: Über Vakuolenkontraktion in Pflanzenzellen. Protoplasma, **28**, 582.

Haeckel, J., 1931: Über Iridaceen. Flora, N. F., **25**, 1.

Henner, J., 1934: Untersuchungen über Spontankontraktion der Vakuolen. Protoplasma, **21**, 81.

Höfler, K., 1930: Über Eintritts- und Rückgangsgeschwindigkeit der Plasmolyse. Jahrb. wiss. Bot., **73**, 300.

—, 1931: Das Permeabilitätsproblem und seine anatomischen Grundlagen. (Mikrochirurgische Versuche zum Hautschichtenproblem.) Ber. Dtsch. botan. Ges., **49**, 79.

—, 1932a: Zur Tonoplastenfrage. Protoplasma, **15**, 462.

—, 1932b: Vergleichende Protoplasmatik. Ber. Dtsch. botan. Ges., **50**, 53.

Küster, E., 1927: Beiträge zur Kenntnis der Plasmolyse. Protoplasma, **1**.

—, 1929: Pathologie der Pflanzenzelle. Protoplasma-Monographien, **3**.

—, 1935: Die Pflanzenzelle. Jena.

Molisch, H., 1923: Mikrochemie der Pflanze. Jena.

Scharinger, W., 1936: Cytologische Beobachtungen an Ranunculaceen-Blüten. Protoplasma, **25**, 404.

Schoenichen, W., 1922: Mikroskopisches Praktikum der Blütenbiologie. Leipzig.

Schumann, K., 1904: Praktikum für morphologische und systematische Botanik. Jena.

Troll, W., 1928: Organisation und Gestalt im Bereiche der Blüte. Berlin.

Tunmann, O., 1931: Pflanzenmikrochemie. 2. Aufl., bearb. von L. Rosenthaler. Berlin.

Weber, Fr., 1930a: Vakuolenkontraktion und Protoplasmaentmischung in Blütenblattzellen. Protoplasma, **10**, 598.

—, 1930b: Vakuolenkontraktion und Vitalfärbung von Blütenzellen. Protoplasma, **11**, 312.

Besprechungen

Degen A. v., Flora Velebitica, III. Band. Gr.-8°. 598 S. Budapest: Ungar. Akad. d. Wissensch., 1938.

Von der großangelegten Flora des südkroatischen Velebit-Gebirges, deren erste zwei Bände in dieser Zeitschrift eingehend besprochen wurden (Bd. 87, 1938, Nr. 1, S. 69/70), liegt nun auch der dritte und letzte Band abgeschlossen vor. Er enthält den Schluß der *Dycotyledones* (nämlich *Scrophulariaceae* bis *Compositae*, S. 1—276), ferner die *Characeae* (von F. Filarszky, S. 277—280), *Fungi* (von G. v. Moesz, S. 281—298), *Lichenes* (von A. Zahlbruckner, S. 299—379), Bryophyten (von J. Baumgartner und V. Schiffner, S. 380—482) und Gallen (von G. v. Moesz, S. 483—488). Darauf folgen das Literaturverzeichnis (S. 485—518) und das Artenregister (S. 519—595), sodann Corrigenda (für alle drei Bände) und Inhaltsverzeichnis des dritten Bandes. E. Janchen (Wien)

Kröger Th., Durch blumige Wiesen. (Schriftenreihe „Deutsche Scholle, Neues Schauen und Erleben unserer Heimat", herausgeg. von J. Niessen, Heft 3.) 8°. Mit 26 Textabb., 45 S. Bonn und Berlin: F. Dümmler, 1938. — RM 0,90.

Das Heft 1/2 dieser Schriftenreihe, vom Herausgeber selbst verfaßt, wurde bereits besprochen (vgl. diese Zeitschrift, Bd. 87, 1938, S. 151/152). Auch das neu erschienene Heft ist gut volkstümlich geschrieben und wird sicher anregend wirken. Es sind nicht nur die auffälliger blühenden Wiesenpflanzen, sondern auch die wichtigeren Gräser besprochen, wobei stets auch auf die praktische Bedeutung der Pflanze hingewiesen und ihr Name erklärt wird.

In der gleichen Schriftenreihe, die in rascher Folge erscheinen soll, sind unter anderem noch folgende Hefte in Aussicht genommen: Deutscher Wald, Waldesschönheit und Waldwirtschaft; Auf deutscher Heide; Am Wasser, der Wiege des Lebens; Auf der Pilzsuche; Heilkräuter; Im deutschen Bauerngarten; Im Schulgarten; Pflanzengesellschaften als Bodenzeiger und Wegweiser für Landeskultur; Verwandtschaften in der Tier- und Pflanzenwelt; Vererbungsversuche; Pflanzen und Tiere in Gesteinen der Heimat u. a. m.
E. Janchen (Wien)

Kuhn K., Die Pflanzengesellschaften im Neckargebiet der Schwäbischen Alb. Herausgegeben von der Württembergischen Landesstelle für Naturschutz und dem Verein für vaterländische Naturkunde in Württemberg. 8°. Mit 32 Textabb., 340 S. Oehringen: Hohenlohesche Buchhandlung F. Rau, 1937. — Kartoniert RM 5,40.

Das Gebiet ist bisher zunächst vorwiegend floristisch (Ergebnisse der pflanzengeographischen Erforschung von Württemberg, Baden und Hohenzollern, 1—7, 1905—1927), sodann pflanzengeographisch im allgemeinen (R. Gradmann, Das Pflanzenleben der Schwäbischen Alb, 3. Aufl., 1936, s. Besprechung durch den Referenten in Österr. Botan. Zeitschr., Bd. 86, 1937, S. 229/230) bearbeitet worden. In der nunmehr vorliegenden neuen Bearbeitung, die sich auf den zum Neckar abwässernden Teil der Alb beschränkt, wird das pflanzensoziologische Moment nach moderner Art stark betont.

Von den Pflanzengesellschaften werden zuerst die offenen behandelt, dann die gehölzlosen (namentlich die zum „Bromion" gehörigen, wie Trockenwiesen und Schafweiden); dann Molinieten, Hochmoore; gedüngte Wiesen. Erst zum Schluß folgen die Wälder. Am Anfang dieser steht die „Steppenheide" (Steppenheidewälder), daran schließen sich die Rotbuchenwälder und andere Laubwälder. — Die Textabbildungen sind meist Landschafts- und Vegetationsbilder. A. Ginzberger (Wien)

Ochrona Przyrody. Organ panstwowej rady ochrony przyrody. [Naturschutz. Jahrbuch des Staatlichen Rates für Naturschutz in Polen.] Rocznik 17. [Jahrgang 17.] Gr.-8°. Mit 162 Textabb., VI und 361 S. Kraków (Krakau), 1937.

Der neueste, besonders stattliche Band dieses Jahrbuches, das in der Österr. Botan. Zeitschr. wiederholt vom Referenten besprochen worden ist (Bd. 84, 1935, S. 234; Bd. 85, 1936, S. 236/237; Bd. 86, 1937, S. 312), bringt u. a. (auf S. 111—185) einen reich illustrierten Artikel über „Die Pflanzenwelt der vorgeschlagenen Reservate in Wolhynien" von Stefan Macko. Es sind dies meist „Steppen"- und Waldgebiete. In ersteren finden wir mehrfach gute Bekannte aus der Wiener Umgebung, als Bestandteile der letzteren echt osteuropäische Hainbuchen-Winterlinden-Stieleichen-Wälder (spontan!), die (außer Ostpreußen) sonst dem Deutschen Reiche fehlen. A. Ginzberger (Wien)

Schwier H., Flora der Umgebung von Minden i. W., als Versuch einer Pflanzensiedelungskunde dieses Gebiets. I. Teil und II. Teil. (Abhandl. a. d. Landesmuseum der Provinz Westfalen, Museum für Naturkunde, 7. Jahrg., 1936, Heft 3, S. 3—80, und 8. Jahrg., 1937, Heft 2, S. 3—110, mit 1 Karte.)

Die vorliegende Arbeit geht über eine reine Aufzählung der Farn- und Blütenpflanzen mit Angabe von Stand- und Fundorten weit hinaus, indem das bereits in anderen Arbeiten des Verfassers über das Wesergebirge (1933; Besprechung s. Österr. Botan. Zeitschr., Bd. 82, 1933, S. 356) hervorgehobene „pflanzensiedlungskundliche" Moment in den Vordergrund gerückt wird und 18 „Siedlerschaften" (S. 1—18) unterschieden werden, denen die einzelnen Pflanzenarten angehören. Ihre Einwanderung und Vorherrschaft geht auf die verschiedenen nacheiszeitlichen Klimaperioden (I—VII, seit zirka 20000 v. Chr. G. bis 1500 n. Chr. G.) zurück. Relikte aus früheren Perioden sind ausdrücklich bezeichnet. Moderne pflanzensoziologische Zähl- und Meßmethoden werden (grundsätzlich) nicht angewendet, nur je 5 Stufen von Belichtung und Bodenfeuchtigkeit unterschieden.

A. Ginzberger (Wien)

Sterner R., Flora der Insel Öland. Die Areale der Gefäßpflanzen Ölands nebst Bemerkungen zu ihrer Ökologie und Soziologie. (Acta Phytogeographica Suecica, IX.) Gr.-8°. 170 S., mit 295 Abb.

Als Frucht zwanzigjähriger Studien veröffentlicht Verf. die vorliegende Flora der schwedischen Insel Öland, die wegen ihrer eigenartigen, stark südlich beeinflußten Pflanzenwelt schon seit Linnés Zeiten die Aufmerksamkeit der Botaniker auf sich gezogen hat. Die phytosoziologischen Verhältnisse, die Verf. in anderen Schriften eingehend behandelt, sind hier nur kurz gestreift. Von den weit über 1000 Gefäßpflanzenarten, die Öland beherbergt, ist die Verbreitung mit allen Einzelheiten angegeben. Für nahezu 300 dieser Arten sind außerdem sehr genaue Arealkarten beigefügt und nach Ende des Textes zu 56 ganzseitigen Bildern vereinigt. E. Janchen (Wien)

Akademien, Botanische Gesellschaften, Vereine, Kongresse usw.

Botanikertagung in Hannover

Die diesjährigen Hauptversammlungen der Deutschen Botanischen Gesellschaft, der Vereinigung für angewandte Botanik und der Freien Vereinigung für Pflanzengeographie und systematische Botanik finden in der Zeit vom 12. bis 15. September 1938 in Hannover statt. Am 16. September findet eine eintägige angewandt-botanische Exkursion, vom 16. bis 18. September findet eine dreitägige pflanzengeographische Exkursion statt. Anmeldungen zur Teilnahme an der Tagung sind zu richten an Prof. Dr. Fritz Overbeck, Vorstand des Botanischen Instituts der Tierärztlichen Hochschule, Hannover, Misburger Damm 16. Anmeldungen von Vorträgen sind an die Vorsitzenden der betreffenden Gesellschaften zu richten, nämlich für die D. B. G. an Prof. Dr. Fr. Overbeck (Hannover), für die Vereinigung für angewandte Botanik an Oberregierungsrat Direktor Dr. Eduard Riehm (Berlin-Dahlem, Königin-Luise-Straße 19), für die Freie Vereinigung für Pflanzengeographie und systematische Botanik an Prof. Dr. Ludwig Diels (Berlin-Dahlem, Botanisches Museum).

Deutsche Gesellschaft für Vererbungswissenschaft

Wie bereits mitgeteilt (vgl. Nr. 2, S. 158 dieses Jahrganges), wird die diesjährige Tagung obgenannter Gesellschaft vom 15. bis 17. September l. J. in Würzburg abgehalten. Die Sitzungen finden im Botanischen Institut der Universität statt. Zu dem am Donnerstag, den 15. September behandelten Diskussionsthema „Mutation, Selektion und Artbildung" spricht als botanischer Referent Dr. Georg Melchers (Berlin-Dahlem); zu dem am Freitag, den 16. September in Diskussion stehenden Verhandlungsgegenstand „Entstehung und genetische Wirkung von Chromosomenaberration" spricht als botanischer Berichterstatter Dozent Dr. A. Müntzing (Svalöf, Schweden). — Die Anschrift der Gesellschaft ist: Berlin W 35, Schöneberger Ufer 12a. Schriftführer der Gesellschaft ist Prof. Dr. Paula Hertwig.

Siebenter Internationaler Genetiker-Kongreß

Dieser Kongreß findet im Jahre 1939 in Edinburgh statt, und zwar wahrscheinlich in der Zeit vom 23. bis 30. August. Alle Zuschriften sind zu richten an den Generalsekretär des Kongresses, Professor F. A. E. Crew, Institute of Animal Genetics, West Mains Road, Edinburgh 9, Scotland.

Botanische Sammlungen, Museen, Institute usw.

Biologische Anstalt auf Helgoland

An dieser Anstalt findet vom 17. August bis 21. September 1938 ein Meeresbiologisches Praktikum statt, bei welchem Dr. P. Kornmann (Helgoland) den Unterricht aus Botanik erteilt. Die Gebühren betragen für

Studierende RM 20,—, für andere Personen RM 50,—. Vom 20. Juli bis 9. August 1938 findet ebenda ein Lehrgang für Biologielehrer zur Einführung in die Meeresbiologie statt. Die Gebühren betragen RM 30,—. — Anmeldungen und Anfragen sind unter Beifügung von Rückporto unpersönlich an die Biologische Anstalt zu richten.

Personalnachrichten

Prof. Dr. Fritz Knoll (Wien) wurde von der Königlich Schwedischen Gesellschaft der Wissenschaften in Uppsala zum ordentlichen Mitglied ernannt.

Prof. Dr. Bruno Kubart (Graz), der wegen völkischer Gesinnung vorzeitig in den Ruhestand versetzt worden war, wurde neuerdings in den aktiven Dienst gestellt und wiederum mit der Leitung des Phytopaläontologischen Laboratoriums an der Universität Graz betraut.

Prof. Dr. Otto Porsch (Wien), der wegen völkischer Gesinnung gegen Wartegebühr beurlaubt worden war, wurde neuerdings in den aktiven Dienst gestellt und mit der Führung der Lehrkanzel für Botanik an der Hochschule für Bodenkultur in Wien betraut.

Prof. Dr. Josef Kisser, seit Herbst 1936 Vorstand der Lehrkanzel für Botanik an der Hochschule für Bodenkultur in Wien, wurde beurlaubt.

Prof. Dr. Emmerich Zederbauer, Vorstand der Lehrkanzel für Obst- und Gartenbau an der Hochschule für Bodenkultur in Wien, wurde vom Dienst enthoben.

Mag. pharm. Kurt Ganzinger, bisher wissenschaftliche Hilfskraft am Pflanzenphysiologischen Institut der Universität Wien (vgl. diese Zeitschrift, Bd. 87, 1938, S. 160), wurde zum Assistenten am Pharmakognostischen Institut der Universität Wien bestellt.

Hellmuth Schindler wurde als wissenschaftliche Hilfskraft am Pflanzenphysiologischen Institut der Universität Wien bestellt.

Prof. Dr. Wilhelm Lang, Abteilungsvorsteher der Landesanstalt für Pflanzenschutz an der Landwirtschaftlichen Hochschule Hohenheim, ist in den Ruhestand getreten.

Dozent Dr. Otto Christian Schmidt (Universität Berlin) wurde zum nicht-beamteten außerordentlichen Professor ernannt.

Dozent Dr. Eckhard Kuhn, bisher Assistent am Kaiser-Wilhelm-Institut für Biologie in Berlin-Dahlem, übernahm die Stelle eines wissenschaftlichen Assistenten am Institut für allgemeine Botanik der Universität Hamburg.

Dr. phil. habil. Heinz Diedrich Wulff (Universität Kiel), erhielt eine Dozentur für Botanik.

Dr. Adolf Jahn, bisher Assistent am Institut für angewandte Botanik der Universität Würzburg, erhielt die Stelle eines Regierungs-Chemierates an der Landwirtschaftlichen Kreisversuchsstation in Würzburg.

Die in Nr. 2 dieses Jahrganges auf Seite 160 über Prof. Dr. Walter Sandt (München) gebrachte Nachricht ist irrtümlich.

Gestorben: Hofrat Dr. Alexander Zahlbruckner, emer. Direktor der botanischen Abteilung des Naturhistorischen Museums in Wien, am 8. Mai 1938 in Wien im 78. Lebensjahr.

Herausgeber, Eigentümer und Verleger: Julius Springer, Wien I, Schottengasse 4. — Verantwortlicher Schriftleiter: Prof. Dr. Erwin Janchen-Michel, Wien III, Ungargasse 71. — Druck: Manzsche Buchdruckerei, Wien IX, Lustkandlgasse 52

Fortschritte der Botanik

Unter Zusammenarbeit mit mehreren Fachgenossen

herausgegeben von

Fritz von Wettstein

1. Direktor des Kaiser-Wilhelm-Instituts für Biologie, Berlin-Dahlem

VI. Band: Bericht über das Jahr 1936

Mit 42 Abbildungen. IV, 353 Seiten. 1937. RM 28.80

Inhaltsverzeichnis:

A. Morphologie: Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Zelle. Von Privatdozent Dr. Lothar Geitler, Wien. **Morphologie, einschließlich Anatomie.** Von Professor Dr. Wilhelm Troll, Halle a. d. S. **Entwicklungsgeschichte und Fortpflanzung.** Folgt in Band VII. — **B. Systemlehre und Stammesgeschichte: Systematik.** Von Professor Dr. Johannes Mattfeld, Berlin-Dahlem. **Paläobotanik.** Von Professor Dr. Max Hirmer, München. **Systematische und genetische Pflanzengeographie.** Folgt in Band VII. — **C. Physiologie des Stoffwechsels: Physikalisch-chemische Grundlagen der biologischen Vorgänge.** Von Privatdozent Dr. Erwin Bünning, Königsberg i. Pr. **Zellphysiologie und Protoplasmatik.** Von Privatdozent Dr. Siegfried Strugger, Jena. **Wasserumsatz und Stoffbewegungen.** Von Professor Dr. Bruno Huber, Tharandt i. Sa. **Mineralstoffwechsel.** Von Dr. habil. Karl Pirschle, Berlin-Dahlem. **Stoffwechsel organischer Verbindungen.** Von Professor Dr. Kurt Mothes, Königsberg i. Pr. **Mikrobiologie des Bodens.** Von Professor Dr. August Rippel, Göttingen. **Ökologische Pflanzengeographie.** Von Professor Dr. Heinrich Walter, Stuttgart. — **D. Physiologie der Organbildung: Wachstum und Bewegung.** Von Professor Dr. Hermann von Guttenberg, Rostock i. M. **Vererbung.** Von Professor Dr. Friedrich Oehlkers, Freiburg i. Br. **Entwicklungsphysiologie.** Von Dr. habil. Ludwig-Arnold Schlösser, Potsdam. — **E. Anhang: Ökologie.** Von Professor Dr. Th. Schmucker, Göttingen. — Sachverzeichnis.

Jeder Abschnitt enthält ein Literaturverzeichnis.

Früher erschienen:

Erster Band: **Bericht über das Jahr 1931.** Mit 16 Abbildungen. VI, 263 Seiten. 1932. RM 18.80

Zweiter Band: **Bericht über das Jahr 1932.** Mit 37 Abbildungen. IV, 302 Seiten. 1933. RM 24.—

Dritter Band: **Bericht über das Jahr 1933.** Mit 53 Abbildungen. IV, 257 Seiten. 1934. RM 22.—

Vierter Band: **Bericht über das Jahr 1934.** Mit 50 Abbildungen. IV, 325 Seiten. 1935. RM 28.—

Fünfter Band: **Bericht über das Jahr 1935.** Mit 39 Abbildungen. IV, 346 Seiten. 1936. RM 28.80

Zu beziehen durch jede Buchhandlung

VERLAG VON JULIUS SPRINGER IN BERLIN

Carotinoide

Ein biochemischer Bericht über pflanzliche und tierische Polyenfarbstoffe

Von

Professor Dr. **L. Zechmeister**

Direktor des chemischen Instituts der Universität Pécs/Ungarn

Band 31 der „Monographien aus dem Gesamtgebiet der Physiologie der Pflanzen und der Tiere".

Mit 85 Abbildungen. XII, 338 Seiten. 1934. RM 28.—; gebunden RM 29.40

. . . Der große Vorzug dieser Monographie über Carotinoide liegt darin, daß der Verfasser selbst zu denen gehört, die wie P. Karrer und R. Kuhn die Methoden erst entwickelt haben, die eine erfolgreiche Bearbeitung dieses Gebietes in letzter Zeit ermöglichten. Gerade diese Methoden werden so vollständig dargestellt, daß die Originalliteratur größtenteils entbehrlich wird . . . Zudem sind sowohl einfache Nachweisreaktionen als auch heiklere Trennungsmethoden so sorgfältig und ausführlich beschrieben worden, daß manch einer, dem beim biologischen Arbeiten das Vorkommen von Carotinoiden aufgefallen ist, sich jetzt ermutigt fühlen wird, weiter vorzudringen als es ihm bisher möglich schien . . .

Das Buch behandelt zunächst in einem allgemeinen Teil physiologische Beobachtungen an Carotinoiden in Pflanzen und Tieren, Beziehungen zum Vitamin A, zu Eiweißkörpern, zu den Farbwachsen, weiter Methoden der Konstitutionsforschung, Vorkommen und Zustand in der Pflanze, Nachweis, Bestimmung und Trennung. Von den vielen beschriebenen Methoden sei hier nur die von Tswett gefundene, neuerdings von Winterstein ausgebaute chromatographische Adsorptionsanalyse hervorgehoben, deren Anwendung nicht auf das Gebiet der Carotinoide beschränkt ist. Im speziellen Teil, der etwa zwei Drittel des Buches umfaßt, werden die einzelnen Carotinoide und ihre Derivate behandelt, wobei die für jeden Körper gültigen besonderen Arbeitsweisen berücksichtigt werden. Das bisher noch schmale Kapitel der Tiercarotinoide bildet den Abschluß. Das Buch ist reichlich ausgestattet mit übersichtlichen Tabellen, Strukturformelbildern, graphischen Darstellungen von Spektren und Mikrophotographien. *„Biologisches Zentralblatt".*

Aus dem Leben der Vögel

Von

Dr. **Oskar Heinroth**

Zoologischer Garten, Berlin

(Verständliche Wissenschaft, Band XXXIV)

Mit 98 Abbildungen. X, 165 Seiten. 1938. Gebunden RM 4.80

Inhaltsübersicht:

Die Hauptmerkmale der Vögel. — Vom Vogelnest. — Die Brut. — Über Nesttreue, Lahmstellen, Nestirrungen. — Kennt der Vogel seine Eier? — Erkennt der Vogel seine Jungen? — Wer füttert und führt die Jungen? — Hängt die Brutdauer von der Größe des Vogels ab? — Hängt die Eigröße von der Größe des Vogels ab? — Vögel, die in fremde Nester legen. — Vogelmischlinge und -zwitter. — Paarbildung und Ehe. — Über das Ei und das Wachstum der Jungen. — Der Federwechsel (die Mauser). — Farbenmuster und Umfärbung. — Gefiederpflege. — Ernährungsweise der Vögel. — Verständigungsweisen der Vögel. — Die Sinneswerkzeuge der Vögel. — Bewegungsweisen. — Die geistigen Fähigkeiten. — Wie findet sich ein Vogel zurecht? — Verzeichnis der wissenschaftlichen Namen, zugleich Seitenweiser. — Verzeichnis der Abbildungen.

Zu beziehen durch jede Buchhandlung

VERLAG VON JULIUS SPRINGER IN BERLIN

Printed in Germania